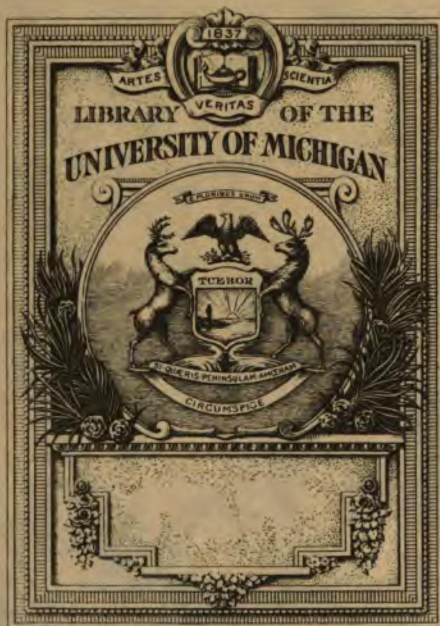
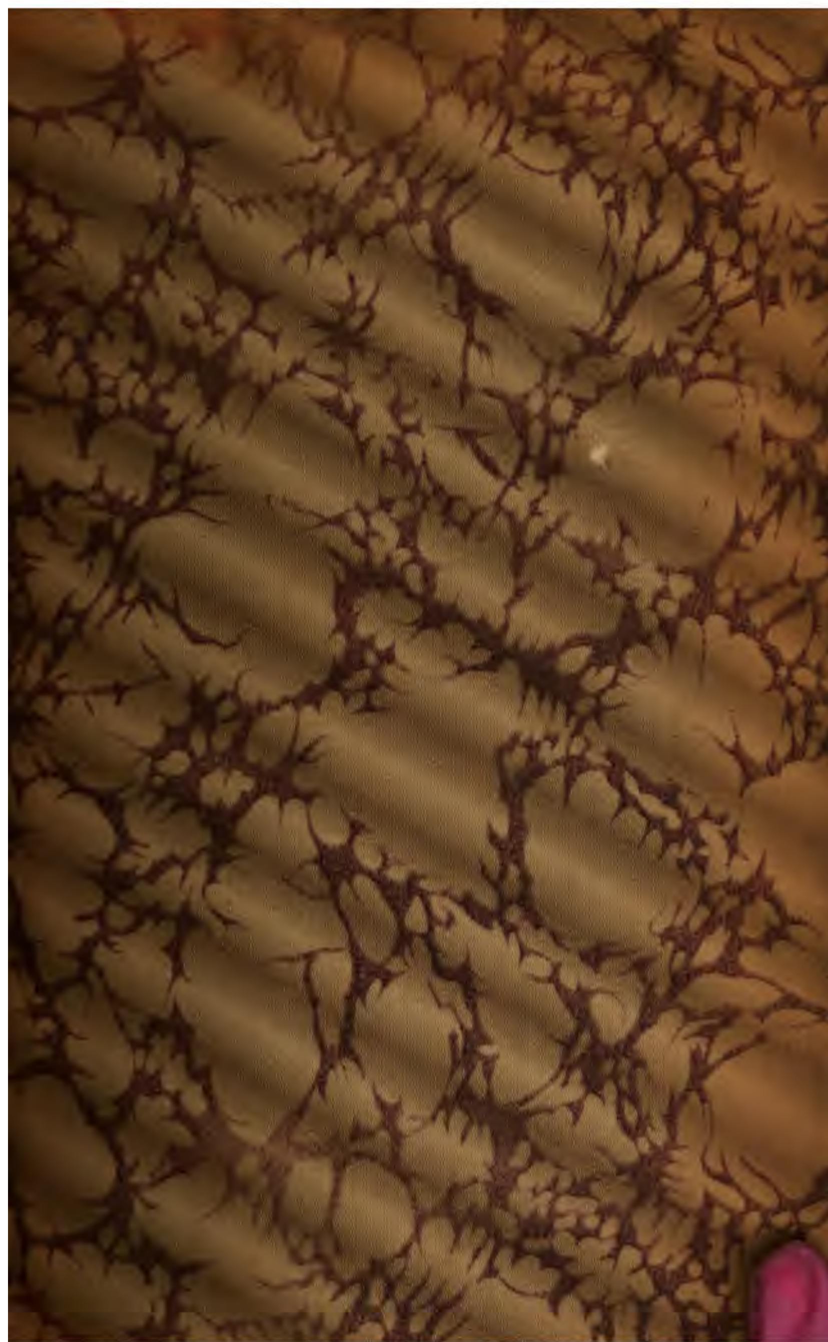

1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
TUEBOR
SI QUÆRIS PENINSULAM AMŒNAM
CIRCUMSPICE



Le Transformisme et l'Expérience

Le Transformisme et l'Expérience

PAR

Étienne RABAUD
Maître de conférences à la Sorbonne.

Avec 12 figures dans le texte.

DEUXIÈME ÉDITION



LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS

1911

PRÉFACE

Le lecteur ne trouvera point dans ce volume un traité de Transformisme, ni davantage une théorie nouvelle sur l'origine des êtres vivants ; il y trouvera simplement un aperçu général des recherches de Biologie expérimentale sur les transformations des animaux et des plantes.

A proprement parler, ces recherches ne sont pas nouvelles dans leur principe, mais elle n'ont pris pour ainsi dire véritablement conscience de leur objet que dans les dernières années du siècle passé. Presque jusqu'à ce moment, en effet, la théorie transformiste se contentait, pour s'imposer, de son extrême vraisemblance suggérée par des données de paléontologie et d'anatomie comparative ; si des discussions naissaient, elles ne mettaient point en cause le Transformisme lui-même, mais le mécanisme intime de l'évolution. Ce fut une période brillante et

féconde, au cours de laquelle, sous la poussée des idées nouvelles, l'Histoire naturelle, changeant progressivement de caractère, se muait en Sciences naturelles. Les adhésions les plus inattendues survenaient de toutes parts; le Transformisme apparaissait comme une indiscutable réalité. Même des naturalistes ne craignaient pas d'affirmer que l'essentiel était dit désormais sur l'Évolution. La plus scientifique des théories menaçait de devenir un dogme... Cela signifiait sans doute qu'une crise se préparait, et qu'aux preuves jusqu'à ce jour fournies l'argument d'autorité devait ajouter un appoint nécessaire.

En effet, déjà dans le domaine de l'embryologie certains faits insuffisamment contrôlés, interprétés hâtivement dans un sens absolu, donnaient naissance à des aperçus plus voisins des conceptions théologiques que des principes transformistes. Touchant la variabilité des êtres vivants, l'hypothèse de Weismann sur la variation germinale et les unités représentatives des caractères se développait en se dissimulant sous des formes diverses; tandis que corrélativement se constituait toute une école néo-vitaliste à laquelle le sentimentalisme foncier de l'homme offrait un terrain favorable. Les longues acquisitions de la paléontologie, de l'anatomie comparée, de

l'embryologie se trouvaient ainsi soumises à une révision nouvelle ; l'action efficiente des conditions de vie pour l'évolution des êtres soulevait pour sa part de vives objections : le Transformisme, sans être franchement nié, menaçait de devenir l'opposé de lui-même à la suite de déformations successives.

Trop longtemps, il faut bien l'avouer, les controverses n'ont eu pour élément que des faits en quelque sorte statiques dont les liaisons ne comportaient pas le degré de nécessité suffisante pour entraîner toutes les convictions. Seule, la recherche expérimentale peut fournir un ensemble de données dépendant d'un déterminisme assez rigoureux pour permettre de décider entre les opinions en présence.

C'est très lentement, et comme à regret, que les Biologistes ont pénétré dans la voie expérimentale ; mais à l'heure actuelle, le pas décisif étant franchi, les acquisitions se succèdent avec une satisfaisante rapidité.

L'expérience, en Biologie, se heurte à une difficulté essentielle : les êtres vivants ne se prêtent pas, comme un corps inerte, à tous les essais ; ils se dérobent par la mort aux interventions trop brutales. On parvient,

néanmoins, à tourner les difficultés. Expérimenter, en Biologie, ne se borne pas, en effet, comme certains le croient, à choisir, à isoler tels animaux ou telles plantes et à les regarder croître en négligeant un ensemble de conditions ; expérimenter, — n'est-ce pas élémentaire ? — exige impérativement que l'on envisage le plus grand nombre de possibilités. Et puisque le débat roule précisément sur le rôle du milieu, qu'il s'agisse de mécanique embryonnaire pure ou de l'origine des variations, il faut avant tout considérer le milieu et déterminer par rapport à lui constantes et variables. Suivant le résultat de l'expérience, on doit nécessairement comprendre si le milieu était véritablement une condition nécessaire et dans quelle mesure.

A procéder ainsi, on parvient à des résultats importants et que l'on pourrait dire décisifs. Ces résultats convergent tous vers une conclusion commune, mais en montrant les aspects divers des questions en suspens. Ils portent aussi bien sur l'embryon et la nature de ses relations individuelles avec l'extérieur que sur les changements provoqués par les modifications apportées au milieu. A ce dernier point de vue, les résultats expérimentalement obtenus ne sauraient être distingués les uns des autres ; que les uns paraissent se

montrer durables en passant de l'individu qui les a subis à sa progéniture, ou que les autres semblent passagers dans les conditions de l'expérience, tous fournissent de précieux enseignements sur les processus généraux mis en jeu dans un organisme par un changement de milieu.

La correspondance des processus résulte dans tous les cas de la similitude des effets. Il ne faut donc point tenir pour négligeable, au point de vue du problème général qui nous occupe, une expérience d'où ne résultent pas des modifications durables; chacune a son intérêt; il s'agit de le rechercher.

L'expérience acquiert ainsi une véritable et très grande portée. Pour la saisir tout entière, le biologiste est constamment conduit à descendre dans les plus menus détails. Quoiqu'il paraisse parfois s'y perdre et devenir incapable d'apercevoir ensuite l'ensemble, les détails seuls, et parfois les détails infimes, lui fournissent les renseignements précis, contrôlés ou controlables, qui forment la matière de sa recherche. Aussi bien, dans ce dédale, il ne risque point de s'égarer; il conserve toujours un fil conducteur — idée directrice — grâce auquel il remonte au-dessus des faits; les ayant vus de près, il les considère maintenant de haut et s'efforce d'en apercevoir l'enchaînement, d'en saisir les consé-

quences. Le biologiste, en effet, ne limite pas son objectif à recueillir des faits ou des liaisons de faits ; il a droit aux hypothèses et aux hypothèses les plus élevées, plus élevées peut-être que celles que poursuivent les métaphysiciens ; le biologiste demeure dans la réalité, et, s'il tente de la dominer, il conserve sagement un point d'appui et se tient en garde contre les purs fantômes : il ne crée pas l'objet de ses spéculations. Sans doute, il côtoie l'abîme et se trouve constamment tenté de spéculer sur sa propre hallucination, de l'habiller à sa guise pour disputer ensuite sur les attributs dont il l'a revêtue : quel que soit le charme du rêve métaphysique, il n'est qu'un rêve et comme tel demeure incapable de diriger la recherche et d'en tirer les conséquences générales. Cantonné sur un terrain solide, le biologiste se contente d'obtenir des résultats successifs ; il assure le terrain derrière lui, puis il généralise, et marche en avant, poursuivant la recherche des origines de l'homme et s'efforçant de sonder les possibilités futures.

Constamment attaché à l'étude des phénomènes perceptibles, il obtient chaque jour une approximation nouvelle ; aussi médiocre soit-elle, elle conduit à la suivante.

Étroitement enfermé dans le relatif, se refusant à admettre l'absolu, il ne désespère

pas cependant d'aboutir à une connaissance toujours plus grande, se demandant sans cesse vers quoi il marche et où sera la limite de ses acquisitions.

Étienne RABAUD.

1er février 1911.

P. S. Les figures intercalées dans le texte sont dues à l'obligeance de mon ami et collègue Ch. PÉREZ ; mon ami A. DELCOURT a bien voulu relire avec moi les épreuves de ce volume en me prêtant le concours de sa critique et de ses réflexions : à tous deux je renouvelle ici mes vifs et cordiaux remerciements.. E. R.

LE TRANSFORMISME
ET L'EXPÉRIENCE

CHAPITRE PREMIER
L'ORGANISME; LE MILIEU

Parmi les causes qui nuisent à une exacte compréhension des phénomènes naturels, la méconnaissance des objets dont on parle paraît être la principale. Sur les êtres vivants en général, sur les conditions de leur existence, on s'en tient généralement à la connaissance de faits que des spécialistes estiment suffisants et qui servent d'appui à des discussions passionnées touchant l'origine, la nature des animaux et des plantes. De ces discussions, des affirmations et des négations qui, prenant l'importance de théories, tendent à dominer, il semble ressortir cependant qu'une analyse serrée soit actuellement nécessaire et qu'avant tout s'impose l'étude des êtres, en même temps que celle des conditions dans lesquelles ils vivent, un être quelconque, vivant ou non, n'étant pas concevable en dehors du *milieu* dont il fait partie intégrante.

1. — L'organisme.

La nécessité n'apparaît pas, toutefois, de connaître dans leurs détails tous les individus ou

toutes les formes d'individus, tant dans leur aspect extérieur que dans leurs dispositions anatomiques simples ou compliquées. Ce travail de description pure ou de comparaison superficielle appartient aux spécialistes de la Morphologie.

Pour l'étude que nous désirons entreprendre ici, il convient d'envisager les êtres vivants sous un autre angle ; sans méconnaître l'intérêt et l'importance de la diversité des formes, l'obligation s'impose à nous d'étudier plus particulièrement les propriétés fondamentales des êtres, en considérant l'être vivant, l'organisme en général.

A ce point de vue, quel que soit l'animal ou la plante dont il s'agisse, quelle que soit la complication ou la simplicité de sa structure anatomique, nous pouvons, par une abstraction permise, isoler la substance de la forme qui en dépend et examiner la *substance vivante ou, protoplasme*. Notre attention doit s'arrêter sur ce protoplasme.

Sa caractéristique essentielle, dont la connaissance permet seule de commencer à pénétrer le sens des phénomènes, gît dans son extrême complexité. A nous en tenir aux résultats de l'analyse chimique élémentaire, cette complexité apparaît déjà dans une certaine mesure. L'analyse, en effet, révèle un mélange de corps simples nombreux, parmi lesquels l'azote, le carbone, l'oxygène, l'hydrogène, puis le soufre, le phosphore sont les principaux par la quantité ; ces données élémentaires permettent de situer le protoplasme dans la série des corps chimiques et de les rapprocher des substances albuminoïdes. Mais, à utiliser ce langage ancien, nous risquons d'attribuer aux corps dont il s'agit une valeur objective.

Or, chacun d'eux revêt des états spéciaux et acquiert des propriétés différentes des propriétés habituellement envisagées. Un grand nombre affecte l'état colloïdal, assez mal défini par la seule chimie, puisque des substances aussi différentes que la gélatine, l'albumine ou la caséine répondent sensiblement à la même composition élémentaire. L'ensemble constitue donc la structure la plus complexe qui soit, presque inabordable à l'analyse. En fait, d'ailleurs, l'analyse de la substance *vivante* n'a jamais été tentée, même quand on a cru le faire, puisque on ne peut y procéder sans détruire aussitôt le protoplasme. C'est donc un corps inerte que les chimistes examinent. Aussi, renonçant à cette vaine analyse, tentent-ils la synthèse de la substance vivante. Les résultats acquis ne laissent pas de nous donner bon espoir sur la possibilité d'aboutir, dans un lointain avenir, à une reconstitution complète. Pour l'instant, ces essais heureux de synthèse progressive ne font que confirmer la très grande complexité de la substance vivante.

L'analyse chimique, de même que les observations biologiques, fournissent une autre notion dont nous aurons à tenir le plus grand compte : nous disons couramment « l'organisme », « le protoplasme », comme s'il n'existait qu'un seul organisme, qu'un seul protoplasme, comme si tous les êtres vivants, malgré les différences qui les séparent, étaient faits d'une substance toujours identique à elle-même, comme si l'infinie variété des formes et des manifestations extérieures dépendait de facteurs étrangers à l'organisme lui-même. En réalité, s'il existe des différences extérieures, elles correspondent à des dif-

férences de constitution chimique ; nous devons concevoir non pas *un* protoplasme, mais *des* protoplasmes, d'innombrables protoplasmes. C'est là une constatation d'une importance fondamentale, ainsi qu'on le verra par la suite ; au point de vue immédiat, elle souligne encore l'extrême complexité qui caractérise l'ensemble des substances vivantes.

La notion de complexité demandait à être mise en pleine lumière ; mais elle ne parvient pas à nous donner une connaissance encore suffisamment exacte de ce qu'est un organisme. Si la chimie ne peut dégager la formule générale des protoplasmes, elle sait cependant que les composés nombreux du mélange, sont, au moins en partie, des composés instables. A tout instant, ces composés se détruisent, à tout instant d'autres composés se constituent. Une masse de substance vivante devient ainsi le siège d'actions et de réactions incessantes, productrices de manifestations diverses dont nous connaissons les unes, dont nous soupçonnons les autres, dont nous ignorons peut-être les principales. Selon toute évidence, la même masse ne suffit pas indéfiniment à ces décompositions et recompositions continuelles ; si, pour une part, elles résultent d'échanges inter-moléculaires, pour la majeure partie néanmoins les éléments des composés détruits ne deviennent pas les éléments des composés nouveaux ; les premiers abandonnent l'organisme à la manière d'un corps étranger ; les seconds viennent de l'extérieur, du milieu. Ainsi, l'instabilité des composés protoplasmiques a pour corollaire immédiat un constant va et vient

entre l'organisme et les autres composants du milieu, sans que l'on puisse exactement préciser à quel moment tel composant appartient ou n'appartient plus à l'organisme.

Par ces indications se trouvent, semble-t-il, marquées avec une suffisante insistance la complexité et l'activité chimique du protoplasma. De la complexité nous verrons les conséquences; de l'activité nous pouvons sans plus tarder examiner l'un des résultats. Ce résultat varie suivant les circonstances : il advient parfois que la série des interactions de l'organisme et du milieu suffit simplement à compenser les déchets, sa masse ne subit alors aucune modification ; mais, souvent au contraire, il advient que les emprunts dépassent les pertes : la masse s'accroît par suite dans une mesure plus ou moins considérable. Mais, pour des raisons purement physiques, sur lesquelles je ne puis insister, la masse ne peut s'accroître indéfiniment ; un moment vient où cette masse se dédouble, les deux nouvelles masses étant généralement tout à fait inégales : l'organisme s'est *reproduit*. Si cet organisme a une structure anatomique très simple, ainsi qu'il arrive chez certains Champignons, les deux parties qui se séparent ne diffèrent visiblement entre elles que par les dimensions. Tout se passe comme si le plan de séparation s'interposait entre deux parties absolument quelconques, au gré de conditions strictement extérieures ; rien ne permet de supposer que la substance qui se présente sous la plus petite masse diffère par sa constitution de la substance qui se présente sous la plus grande masse. Le phénomène de repro-

duction se réduit alors vraiment à une disjonction simple.

La reproduction conserve essentiellement ce même caractère quel que soit l'être envisagé. Cependant, lorsqu'il s'agit d'animaux ou de plantes à structure anatomique très compliquée, la reproduction s'effectue aux dépens d'une région limitée du corps. Bien des naturalistes considèrent cette région comme nettement distincte, comme étroitement isolée de toutes les autres. Arbitrairement, ils supposent que le *germen* est fait d'une matière spéciale, différente de la matière du *soma;* ils supposent que ce germen ne participe pas à l'ensemble des phénomènes dont l'organisme est le siège. A vrai dire, chez certains animaux (Insectes, Mollusques, Vers) on observe une séparation assez précoce des éléments reproducteurs ; mais un tel processus ne s'observe pas d'une façon générale et l'on trouve toutes les transitions entre la confusion vraie de germen et soma et leur distinction apparente. Sur cette distinction, cependant, considérée à tort comme toujours complète, ont été fondées des théories dont nous aurons à parler.

2. — Le Milieu.

Connaissant l'organisme, cherchons à pénétrer les conditions dans lesquelles il vit : le milieu. On donne habituellement le nom de *milieu* à l'ensemble de tout ce qui, par un moyen ou par un autre, peut influer sur un être vivant. L'air, le sol, l'eau, la température, la lumière, la pression atmosphérique, les substances nutritives diverses sont des composants du milieu, sans

oublier que les êtres vivants, eux-mêmes, en font partie intégrante; mais ce n'en sont que les composants immédiatement perceptibles pour l'homme. Pour peu que l'on observe, on constate la multiplicité et la complexité des parties constitutives du *milieu*. Tel élément, qui nous paraît négligeable, intervient activement dans telle ou telle circonstance. L'importance du zinc pour la culture de l'*Aspergillus niger* reste classique à ce point de vue : on se souvient que Raulin, tout récemment confirmé par Javillier, a montré qu'une dose infinitésimale de zinc $\left(\frac{1}{10.000}\right.$ d'après l'un, $\left.\frac{1}{10.000.000}\right.$ d'après l'autre$\left.\right)$ suffisait pour permettre à la moisissure d'acquérir son complet développement, tandis qu'en l'absence de zinc le développement s'effectue mal ou ne s'effectue pas. Inappréciable en apparence, le zinc joue donc un rôle prépondérant relativement à un certain organisme. Des faits du même ordre, pour d'autres substances, pourraient d'ailleurs être cités.

Ces faits nous conduisent à envisager la notion de milieu avec circonspection, à ne pas nier l'existence d'un composant, parce que l'analyse ne l'a point encore décelé. Ils nous entraînent, d'une façon plus générale, à conclure que nos sens et nos moyens d'investigation ne suffisent pas à nous faire connaître complètement ce qui nous entoure. Que dire en présence du fait suivant ? Se livrant à des expériences sur le rôle des sels de chaux dans le développement des Échinodermes, Pouchet et Chabry crurent que le plus sûr moyen d'éliminer la chaux normalement contenue dans l'eau de mer était de combiner une eau artificielle en mêlant ensemble, à doses

convenables, les substances composantes mises en évidence par l'analyse de l'eau de mer naturelle. Une pareille eau fut impropre au développement des œufs, tandis que l'eau de mer naturelle, débarrassée de la chaux par des traitements appropriés, permit de réaliser les expériences.

Ce résultat démontre l'existence, dans l'eau de mer, d'éléments de première nécessité pour la vie des Échinodermes que notre analyse ne révèle pas actuellement; il démontre, inversement, que des éléments connus, ajoutés à l'eau pour précipiter la chaux, n'ont aucune action apparente sur les échanges de l'organisme considéré.

Ainsi, la multiplicité des éléments constitutifs du milieu ne laisse aucun doute; et l'on doit spécifier que l'importance de chacun d'eux, au point de vue des échanges, *ne se mesure point relativement à l'homme, mais relativement à tel ou tel organisme.*

La complexité du milieu ne dépend pas seulement du nombre de ses composants. Elle dépend encore de ce que le milieu n'est pas homogène en tous les points de la terre. De même que nous avons été conduits à reconnaître *des* organismes, de même nous devons reconnaître *des* milieux. Suivant les régions, sous des actions variées et souvent variables, s'établissent des groupements d'éléments divers formant autant de milieux distincts, de *conditions locales* pour les échanges des organismes qui s'y trouvent. Ces conditions locales occupent des surfaces plus ou moins étendues; elles ne sont souvent perceptibles pour l'homme que grâce à

un détail biologique d'apparence minime. Les naturalistes systématiciens distinguent, par exemple, des « espèces rares » et des « espèces communes », suivant qu'ils trouvent fréquemment ou non certains organismes. Par « espèces rares », il faut entendre généralement celles dont les échanges ne s'effectuent bien que dans des conditions de milieu très spéciales. Là où ces conditions existent, l'organisme pullule et devient commun. Il n'est pas toujours possible — ou tout au moins facile — de discerner en quoi et par quoi telle région diffère de la voisine. Tous les botanistes savent où se multiplie en abondance telle plante « rare », mais ils seraient bien incapables d'indiquer la cause immédiate de cette abondance locale. Est-ce une substance que le sol renferme ici et ne renferme pas ailleurs ; est-ce un lieu mieux ou moins bien abrité du vent, de l'humidité, de la lumière, etc., etc... à moins que ce ne soit une cause plus banale encore, mais qui échappe à nos moyens d'investigation. Les zoologistes connaissent également des cas comparables et ne se rendent pas souvent mieux compte de la constitution locale du milieu. Un Insecte coléoptère, *Dianoüs cœrulescens*, fournit un exemple tout à fait remarquable du degré auquel peut parvenir la spécialisation des conditions locales : cet Insecte vit exclusivement dans la mousse à la fois humide et ensoleillée : la mousse à découvert et constamment arrosée par les embruns d'une chute d'eau réalise cette double exigence. L'animal se rencontre seulement là, et en nombre, quand il s'y rencontre ; mais il ne s'y rencontre pas nécessairement : aussi étroites que paraissent être les conditions, il

semble qu'un ou plusieurs éléments nous échappent encore [1].

Au demeurant, cette complexité du milieu ne doit-elle pas s'envisager encore à un autre point de vue, et n'est-ce point s'arrêter au seuil des phénomènes que d'examiner les composants indépendamment les uns des autres ? La complexité du milieu ne tiendrait-elle pas autant à l'interdépendance qu'au nombre de ses composants ? En effet, on doit concevoir les éléments du milieu comme réalisant un ensemble tel que le changement de l'un se répercute aussitôt sur tous les autres. A tout instant, chaque composant influe sur l'ensemble des autres et subit leur influence, de sorte qu'il n'existe pas de barrière précise et que l'on ne peut véritablement jamais dire à quel moment l'un devient distinct de l'autre. L'organisme ne fait pas exception. Composant du milieu, nous ne l'en séparons que par une analyse nécessairement imparfaite et subjective, comme nous en pourrions séparer tout autre composant. Par rapport à ce composant isolé, l'ensemble des autres constitue son milieu. Notre étude devient alors celle des *interactions d'un complexe :* celui-ci sera, dans le cas de l'organisme, le *complexe organisme×milieu*.

3. — L'organisme dans le milieu.

La question qui se pose maintenant est celle de la nature des interactions du complexe. Relations d'échanges, avons-nous dit ; c'est entendu. Mais

1. Le parasitisme offre également de nombreux exemples de vie dans des conditions très spéciales.

pouvons-nous connaître, tout au moins soupçonner, l'origine de ces relations? Dérivent-elles de la rencontre de deux parties primitivement indépendantes? Dérivent-elles de la disjonction de deux parties reconnaissant une origine commune?

Ici se heurtent deux conceptions diamétralement opposées et qui, implicitement ou non, se trouvent à la base de toute recherche expérimentale.

D'aucuns pensent que la substance vivante, émanant du milieu, résulte d'une série de synthèses successives et de mélanges dont le milieu a fourni tous les éléments. Sans doute, on ne prétend pas, on nie même que la synthèse du protoplasme sous l'influence exclusive des conditions extérieures puisse actuellement se produire. Mais diverses indications donnent à croire que les conditions terrestres se transforment d'une façon continue et que ces conditions, dans des âges éloignés, ont précisément déterminé la constitution de la substance vivante sur plusieurs points du globe. Remarquons qu'il n'existe rien dans le protoplasme qui n'existe également dans le milieu; constatons d'autre part que le protoplasme puise précisément dans le milieu tous les éléments nécessaires à sa reconstitution. Ces faits paraissent indéniables; aussi ne songe-t-on guère à les nier. Les discussions naissent, lorsqu'il s'agit de déterminer la part du protoplasma dans les phénomènes vitaux.

Au dire de nombreux biologistes, les interactions d'ordre physico-chimique du milieu et de la substance vivante expliquent suffisamment l'ensemble des phénomènes désignés sous le nom de vie. La vie se confondrait précisément avec le jeu de ces interactions se succédant en séries inin-

terrompues dans certaines conditions. Des faits multipliés tendent à montrer que les manifestations vitales se lient de la façon la plus étroite, non seulement à l'existence de tels ou tels composants, mais aussi à la façon dont ces composants se présentent dans le milieu. La substance vivante n'emprunte donc pas la vie à quelque principe mystérieux; substance autonome, ses manifestations dépendent exclusivement des conditions extérieures ; émanation du milieu, elle reste strictement liée au milieu et se reconstitue incessamment à ses dépens.

Cette dépendance stricte, cette reconstitution incessante n'ont pas et ne peuvent avoir pour simple conséquence d'entretenir la substance vivante ou même de l'accroître, tout en lui conservant sa constitution actuelle et la forme qui en résulte. Les rapports de filiation entre la substance vivante et les autres composants du milieu sont tout autres et il en découle toute une conception du monde vivant : la substance vivante se transforme, sa constitution chimique change et sa forme varie, au gré des incidences externes et sous leur action directe. Lamarck le premier a clairement conçu toute l'importance, et aussi toute la puissance, des conditions de vie — *l'éthologie* — comme déterminant l'évolution générale des êtres vivants. Sans doute, il n'avait pas aperçu les détails, mais il avait eu la vision de l'essence des phénomènes, en considérant l'ensemble des animaux et des plantes dans son extrême diversité comme issu d'une souche commune, le milieu. L'évolution résulterait ainsi de changements éprouvés par l'organisme sous l'influence *directe* des circonstances environnantes.

Cette manière de voir ne réunit pas, il faut bien le dire, l'unanimité des biologistes.

Quelques-uns estiment que les interactions intéresseraient le corps — le soma — à l'exclusion des éléments sexuels — le germen —, de telle sorte que toute forme acquise directement par le soma ne deviendrait jamais durable. Ils ne nient pas cependant la transformation des êtres, ils ne refusent même pas au milieu une certaine action ; mais les transformations, d'origine mal définie, auraient pour siège le germen. Des modifications que celui-ci peut subir, quelques-unes se trouveraient *par hasard* adéquates aux conditions de vie, les êtres porteurs de ces modifications persisteraient seuls ayant été l'objet d'une *adaptation indirecte.*

Soutenu par Weismann, le point de vue a subi quelques tempéraments de la part de son auteur même. Néanmoins, on rencontre des weismanniens intransigeants qui ne conçoivent aucun rapport entre le germen et le soma, qui admettent même difficilement, pour le milieu, une autre action qu'une action purement nutritive. Envisageant, en effet, soit le développement individuel, soit celui de la lignée, ils refusent à la substance vivante — implicitement ou non — la plus simple autonomie. Dans tout être, représenté par son protoplasma, se trouveraient inclus des éléments représentatifs des diverses particularités (caractères) de son organisation : ce sont les « déterminants », les « gènes », les « mutants », les « territoires », les « particules » ou « unités » diverses, etc., etc., qui s'extérioriseraient ou demeureraient cachés, sans que le milieu soit jamais capable de leur imprimer la moindre

modification. Ce que le milieu pourrait faire, ce serait de régler, en quelque sorte, la sortie ou la rentrée de ces particularités ; mais alors tout changement opéré dans un organisme est dépourvu de réalité : il ne s'agit jamais que de substitution d'une forme qui se montre à une forme qui se cache ; toutes préexistaient, latentes ou exprimées. Le protoplasma lui-même ne serait plus alors qu'une simple enveloppe abritant ces éléments inaccessibles à l'observation, inaccessibles aussi à toute influence extérieure : ils seraient la vie, du moins, les représentants de la vie.

Ne nous y trompons pas, en effet, dans l'esprit de ces biologistes pour qui rien n'existe en dehors du mystère, les phénomènes visibles, appréciables à nos sens, parce qu'on les voit et que nos sens les apprécient n'expliquent pas la vie. Les interactions physico-chimiques ne sauraient être la vie même ; elles ne sauraient présider à cette harmonie des choses de la nature chantée par Bernardin de Saint-Pierre. Sans apercevoir que cette harmonie, loin d'être extérieure à la substance vivante, résulte nécessairement de la succession même de ses interactions avec le milieu, ils éprouvent le besoin d'imaginer une force suprasensible, mystérieuse dans ses origines, mystérieuse aussi dans son mode d'intervention. Quel que soit le nom dont on la nomme, cette force animerait le protoplasme ; par l'intermédiaire des « gènes » ou autres « unités » elle déterminerait même, en quelque sorte, la structure des êtres, soit simplement parce qu'elle présiderait aux échanges et les dirigerait, soit parce qu'elle apporterait avec elle un ordre préétabli. Si nous les comprenons bien, cette force mys-

térieuse diffère de ce que l'on appelait jadis les « propriétés vitales ». Ces propriétés, inhérentes au protoplasme, ne sont autres que les propriétés physico-chimiques telles que nous les concevons aujourd'hui, aussi bien pour un corps quelconque que pour la substance vivante. Ce n'est point cela pour les modernes vitalistes. La force qu'ils conçoivent, ils ne l'appellent plus *archée* ni *principe vital,* ils dédaignent même le nom plus séduisant d'*élan vital...* mais ils lui reconnaissent, au demeurant, les mêmes attributs. On en revient ainsi, sans s'en apercevoir peut-être, au créationisme le plus ingénu, pour qui les divers organismes tomberaient dans un milieu préparé à leur intention, mais resteraient cependant, dans une large mesure, indépendants de lui. Actuellement, le néo-vitalisme renaît en Allemagne ; son influence se fait sentir jusqu'en Hollande et nous en éprouvons en France les fâcheux effets.

Or, il n'est pas indifférent, il est dangereux, que des biologistes se laissent entraîner à admettre un point de vue finaliste. Le danger est d'autant plus grand que le néo-vitalisme prétend se concilier avec la doctrine transformiste. Concilier ainsi deux tendances contraires aboutit évidemment à la suppression de l'une d'elles ; et il apparaît clairement que le transformisme néo-vitaliste n'a du transformisme que des mots. Il ne s'agit plus de transformations réelles ; comment y en aurait-il, puisqu'il existe un ordre préétabli ? Les transformations elles-mêmes préexistent ; elles restent cachées plus ou moins longtemps et les conditions extérieures n'ont d'autre rôle que d'aider à leur extériorisation. Ce

transformisme ressemble étrangement au créationisme le plus étroit.

Au point où nous en sommes, nos recherches n'ont plus aucun sens si la substance vivante n'est pas tout par elle-même et par ses interactions avec le milieu. Si elle n'est que l'enveloppe d'une force immuable et inaccessible, notre conception du monde vivant nous réduit à seulement dénombrer des espèces, à cataloguer des phénomènes. L'intérêt supérieur des sciences naturelles s'émousse alors considérablement.

Si, au contraire, la substance vivante vit sans l'aide d'aucune « force » supra-sensible ; si l'expérience et l'observation nous donnent le droit d'exclure de la Biologie toute scolastique, tout dogme, nos recherches acquièrent un puissant intérêt, puisque, suggérant des considérations de l'ordre le plus élevé, elles nous conduisent à saisir le déterminisme étroit qui relie l'organisme au milieu et, par là, elles nous entraînent à concevoir l'absence de toute barrière véritable entre les phénomènes vitaux et les phénomènes physiques et chimiques.

Comment décider ? Notre choix ne doit pas reposer sur des raisons de sentiment, mais sur des faits bien étudiés, interprétés à la lumière de la saine critique. L'expérience nous apporte-t-elle des faits qui puissent nous guider ? Oui, si l'on n'exige pas l'impossible, c'est-à-dire la preuve directe que l'archée est un mythe ou une réalité, si l'on n'exige pas l'accès à l'inaccessible par définition. L'étude expérimentale des premiers développements de l'œuf nous fournira les éléments nécessaires pour étayer une opinion. Si un organisme donné, dès l'origine, en effet, renferme en soi des forces, des particules direc-

trices, cet organisme, en se développant, suivra un chemin tracé, quelles que soient les conditions extérieures ; si, au contraire, la substance de l'œuf possède une autonomie véritable, son développement se modifiera corrélativement aux modifications du milieu. Par voie indirecte, nous nous trouverons mis en mesure d'apprécier la valeur intrinsèque des « forces » ou des « principes » et de leurs particules représentatives. Et, si de la recherche expérimentale ressort la conclusion que la substance de l'œuf vit par elle-même et subit des transformations véritables sous l'influence du milieu, nous posséderons par là même l'assurance qu'elle est susceptible d'évoluer au sens vrai du mot, sans aucune intervention suprasensible. Par extension légitime, nous conclurons que cette propriété de l'œuf est inhérente à l'individu.



CHAPITRE II

ÉPIGENÈSE OU PRÉFORMATION ?

Que faut-il démontrer? Non pas que la substance vivante subit ou ne subit pas l'action d'une force interne, mais bien que tout se passe comme si la substance vivante se suffisait à elle-même. Si nous parvenons à cette conclusion, peut-être ne sera-t-il pas abusif de penser que la substance vivante est effectivement une substance autonome, dont les transformations, de quel ordre soient-elles, ne dépendent aucunement d'une fin prévue de toute éternité.

Dans le cas particulier du développement de l'œuf, la question se pose d'une façon concrète. Tout être vivant n'est, au début, qu'une masse de protoplasme complètement informe en apparence; on n'y distingue et il ne renferme aucune partie délimitée, aucun organe; cependant, cet œuf subit des transformations et acquiert une forme compliquée; des tissus, des organes apparaissent. Ces transformations résultent-elles des interactions du complexe organisme × milieu? Dérivent-elles, au contraire, de l'action d'une force interne qui déterminerait et dirigerait les échanges dans une voie prédéterminée? L'être adulte est-il ou n'est-il pas préformé dans l'œuf?

Ainsi posée, la question ne perd rien de son ampleur. Résolue pour le développement de l'œuf

ne pourra-t-on pas, en effet, la considérer comme résolue pour les phénomènes vitaux en général, puisque ces phénomènes vitaux ne sont jamais plus intenses que dans le cours du développement? L'affirmative ne fait aucun doute.

1. — Les faits d'observation.

Dans ce débat, débat fondamental de la Biologie, nous pouvons espérer aboutir aujourd'hui à une conclusion ferme, fondée sur une série de faits expérimentaux relatifs aux premières phases du développement.

On sait que celui-ci consiste essentiellement en une série de bipartitions de l'œuf. Ce dernier, sphère primitivement indivise, se segmente en deux sphères secondaires d'égal volume, les *blastomères*, qui s'aplatissent l'une contre l'autre. Chacune d'elles, à son tour, se segmente à nouveau et la *segmentation* se poursuit ainsi. Au début, les blastomères sont tous semblables entre eux; puis interviennent des différences. Les processus vont se compliquant jusqu'à la constitution de la forme adulte, en passant par une série plus ou moins considérable de formes intermédiaires (phases embryonnaires, larves). Tous les individus, larves ou adultes, sans exception, sont normalement symétriques par rapport à un plan ou à un axe.

Les phénomènes de segmentation nous intéressent d'une façon immédiate; ils ont attiré plus spécialement l'attention au point de vue qui nous occupe.

Divers observateurs, depuis 1883 (W. Roux, Pflueger, van Beneden et Julin, etc.), étudiant

des animaux variés, crurent remarquer que les plans de segmentation, qui séparent l'un de l'autre les blastomères, occupaient un intervalle fixe par rapport à l'adulte futur. Cela revenait à dire que chaque blastomère représentait une partie déterminée du corps. Ainsi, le premier plan de segmentation passant entre les deux premiers blastomères séparerait la moitié droite de la moitié

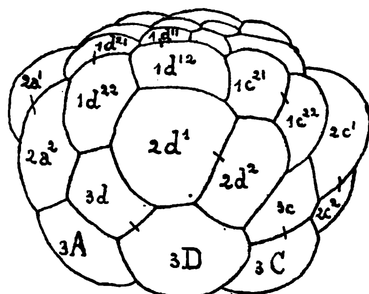


Fig. 1. — Segmentation d'un œuf de *Trochus* (Mollusque gastéropode) dont les divers blastomères sont désignés suivant leur différenciation dans les conditions normales (d'après Robert).

gauche; le second plan, la région antérieure de la région postérieure; le troisième plan, la portion dorsale du corps de sa portion ventrale. En poursuivant ainsi, les plans successifs délimiteraient des parties de plus en plus étroites, parties prédéterminées, occupant toujours la même place par rapport à l'ensemble.

En les numérotant, ainsi que l'ont pratiqué Ed. Wilson, Conklin, Robert et autres [1], on précise que tel blastomère, issu de tel autre, se transformera en tel organe (fig. 1). Telle est la conclu-

1. Ed. Wilson, 1901; Conklin, 1902; Robert, 1905.

sion de fait à laquelle ont abouti ces observateurs patients, après avoir suivi la segmentation jusqu'au moment où existent environ 250 blastomères.

Si les faits sont précis et plusieurs fois contrôlés, si nous devons les accepter sans discussion, il importe de comprendre leur exacte signification. Or, réduits à eux-mêmes, ils signifient que, *dans les conditions normales*, le développement s'effectue de façon comparable d'une génération à l'autre ; ils ne signifient et ne peuvent signifier davantage. Cependant, ils servent d'appui au point de vue téléologique de la *préformation* soutenue par His, surtout développée par W. Roux.

Au dire de ces auteurs, la segmentation n'est qu'un phénomène secondaire, elle délimite *extérieurement* et isole des territoires déjà virtuellement distincts et indépendants, les *territoires organo-formatifs*, qui représentent les diverses parties du corps. Mais ces territoires n'occupent pas dans l'œuf la place qu'ils occuperont définitivement ; ils doivent donc pouvoir se déplacer : la segmentation, en les isolant les uns les autres, les libère et permet leur déplacement. Ce travail est un travail de *mosaïque*, d'où le nom de « théorie de la mosaïque », donné à la doctrine préformiste contemporaine.

Pendant qu'ils s'isolent et se mettent en place, les territoires organo-formatifs acquièrent progressivement leur structure définitive, ils se développent ; mais chacun d'eux renfermerait en lui-même la cause de son développement et de sa mise en place, un *nisus formativus* moderne, principe ou élan, dans tous les cas force interne surajoutée à l'organisme.

Quant aux actions extérieures, au milieu, leur rôle se réduirait à fournir les matériaux nutritifs, sans exercer la moindre influence sur le développement lui-même. Elles pourraient, cependant, dans certaines circonstances, s'opposer au bien aller du travail de mosaïque, en détruisant tel ou tel blastomère; mais, capables de détruire, elles seraient impuissantes à modifier *le développement, le seul* qui soit, car tout serait prédéterminé, chaque organe, chaque partie d'organe serait représenté matériellement dans l'œuf.

Telle est la préformation.

On lui oppose la théorie de l'*épigenèse* qui fait jouer au milieu un rôle prépondérant dans tous les phénomènes vitaux.

Ce que nous observons, disent les épigénistes, c'est une certaine manière d'être, un ensemble de processus déterminés par certaines conditions. Si les conditions ne changent pas, rien ne change; s'il intervient au contraire une modification quelconque dans les conditions, le résultat se modifie corrélativement. Un œuf peut se développer de diverses façons et ce développement résulte précisément des interactions du milieu et de la substance de cet œuf. Quant à lui, il ne renferme rien qui soit prédéterminé, sinon l'état physico-chimique qu'il tient de ses ascendants immédiats, mais qui résulte, en fin de compte, de l'intégration de toutes les actions externes passées, subies par la lignée d'où provient cet œuf.

L'expérimentation seule permet de choisir entre ces deux points de vue; nous allons voir qu'elle ne laisse prise à aucune incertitude.

Que signifient les plans de segmentation? quelle est la valeur intrinsèque d'un blastomère? de

l'œuf lui-même? A ces trois questions, l'expérience répond.

2. — Les faits expérimentaux.

Dans le milieu, on peut assez facilement modifier soit le composant « pesanteur », soit le composant « pression ». Sous l'influence de ces variations provoquées dans les conditions extérieures, les plans de segmentation de l'œuf subissent une déviation notable par rapport à leur direction habituelle. Dans l'hypothèse de la mosaïque, les plans déviés devraient déterminer une répartition anormale des territoires organo-formatifs, faire passer à droite des organes de gauche, en bas des organes d'en haut, et réciproquement. Or, les larves issues des œufs ainsi traités sont parfaitement normales, ce qui revient à dire que la substance de l'œuf se comporte comme une substance homogène dont toutes les parties sont interchangeables; les plans de segmentation ont pour effet de fragmenter la masse de l'œuf au fur et à mesure qu'elle s'accroît; la destinée des fragments qu'elle détermine n'est pas fixée avant la segmentation: celle-ci paraît donc avoir une valeur propre.

L'indication ne manque pas d'intérêt; elle ne suffit cependant pas pour permettre de rejeter l'hypothèse des territoires organo-formatifs avec ses conséquences finalistes. Si l'on montrait qu'un seul blastomère, la moitié ou le quart d'un œuf, se développe de la même façon qu'un œuf entier et devient un individu *complet*, on serait tout près d'une conclusion irréfutable. Le problème

expérimental consiste donc à déterminer le développement des blastomères *isolés*. Ce problème a été résolu de deux manières, soit en tuant sur place un blastomère, soit en séparant mécaniquement les blastomères les uns des autres. Les résultats diffèrent dans les deux cas et cette différence même est instructive au plus haut point.

On doit à Chabry (1887)[1] les premiers essais dans cet ordre d'idées. Il opérait sur les œufs d'un Tunicier (*Ascidiella aspersa*), après la première ou la seconde segmentation (stade à 2 ou 4 blastomères), en *piquant* l'un des blastomères au moyen d'une très fine aiguille de verre. Le blastomère mort se coagule, acquiert une assez grande consistance, mais *reste fixé au blastomère vivant*. Celui-ci se segmente, et se segmente comme si son congénère se segmentait aussi, de telle sorte que le développement aboutit à une larve *incomplète, représentant la moitié ou le quart d'un individu* (fig. 2). Des expériences analogues faites sur d'autres œufs, soit en piquant, soit en brûlant l'un des blastomères, ont fourni des résultats comparables à divers expérimentateurs, depuis 1888 jusqu'à cette année même.

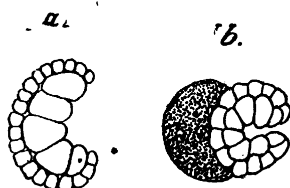


Fig. 2. — *a*. Larve très jeune d'*Ascidiella aspersa*. *b*. demi-larve du stade correspondant : le blastomère mort resté en place est teinté en gris (d'après Chabry).

1. La bibliographie de la question est extrêmement abondante et je ne puis songer à l'indiquer ici.

Il convient d'ajouter que, le plus souvent, avec une rapidité plus ou moins grande, la larve partielle se recomplète progressivement en régénérant la partie qui fait défaut : elle n'est donc pas définitivement partielle.

Ces résultats semblent assez favorables à la mosaïque : le développement d'un individu partiel paraît indiquer que chaque blastomère ne fournit et ne peut rendre actuels que les organes ou les tissus qu'il renfermerait en puissance. Le phénomène de régénération laisse cependant planer un doute très vif sur la légitimité de cette conclusion, puisqu'elle implique que ces parties à détermination stricte sont néanmoins capables de donner naissance à leur symétrique. Serait-ce que la préformation a tenu compte des possibilités d'accidents ?

Au demeurant, le fait de la régénération ne constitue pas la seule objection ni la plus grave; le mode expérimental lui-même renferme une cause d'erreur possible : le blastomère tué reste constamment fixé au blastomère vivant, il se fige en place, sans changer ni de forme ni de volume. Dès lors, tout ne se passerait-il pas, pour le blastomère vivant, comme si le voisin vivait aussi ?

Le fait de vivre ou de ne pas vivre n'influe aucunement en l'espèce, mais simplement le fait, pour le blastomère vivant, d'occuper dans l'espace telle ou telle position, le fait aussi de posséder telle ou telle forme. Parce que le blastomère mort reste en place, rien ne change, en effet, quant aux rapports entre le milieu et le survivant : celui-ci conserve la même forme, la même surface d'échanges, le même contact sur l'un de

ses côtés ; la masse inerte ne jouerait-elle pas par sa présence, un rôle important ?

Le seul moyen d'en décider consiste à supprimer cette masse, à isoler complètement les blastomères les uns des autres. A cette besogne infiniment délicate se sont appliqués avec succès divers expérimentateurs, parmi lesquels il y aurait injustice à ne pas rappeler les noms de Driesch et d'Herlitzka. Soit en secouant les œufs segmentés, soit en insinuant un nœud coulant entre les blastomères, on obtient la disjonction. L'expérience a porté sur des animaux variés, et en particulier sur ceux-là même qui ont servi aux expériences précédentes.

Pour en apprécier les résultats, il convient de distinguer parmi les œufs deux catégories très différentes. D'une façon constante, le protoplasma de l'œuf renferme des matières de réserve, une *surcharge vitelline*, qui représentent les premiers matériaux nutritifs que l'œuf utilisera au début de son développement. Tous les œufs ne renferment pas une égale quantité de réserves : les uns en sont presque dépourvus, les autres en renferment à l'excès.

Avec les œufs dépourvus de surcharge, les résultats expérimentaux sont extrêmement nets : chacun des blastomères isolés se segmente comme s'il était seul et produit une larve entière et normale. Un même œuf donne ainsi naissance, suivant le cas, à 2, 4 et même 8 individus complets et normaux. Cependant, une différence existe entre eux et les individus issus d'un œuf entier : leurs dimensions sont réduites de la moitié, du quart, du huitième. Ceci n'a vraiment aucune importance, car le volume initial d'un individu

jeune ne préjuge nullement de son volume définitif; l'essentiel réside dans la production d'individus entiers et normaux aux dépens d'un blastomère isolé. Il n'échappera pas, en effet, que le développement d'un blastomère aboutit à ce résultat, précisément parce que rien n'est déterminé dans l'œuf, que la différenciation des parties aux dépens de telle ou telle région de l'œuf a pour condition la situation relative des blastomères. Si le blastomère gauche du stade II fournit normalement la moitié gauche du corps, c'est que le blastomère droit lui fait équilibre, que l'un et l'autre déterminent réciproquement leur surface d'échange et leur forme. Isolé, l'un quelconque des blastomères se comporte comme s'il était l'œuf lui-même, car ses rapports avec le milieu, au volume près, sont exactement ceux qu'aurait cet œuf.

L'influence des conditions extérieures ressort ainsi avec évidence; on voit, de plus, combien est délicate l'analyse de ces conditions : dans l'œuf en segmentation, chaque blastomère agit sur son voisin ; par rapport à ce voisin, il joue le rôle d'un composant du milieu. On constate également à quel point toute particularité de l'organisme est importante, puisque la forme seule d'un blastomère suffit pour déterminer tel ou tel résultat.

Le rôle de la forme des blastomères apparaît nettement dans les expériences faites avec des œufs à surcharge vitelline abondante, tels que ceux de certains Mollusques gastéropodes et des Cténophores. Moins plastiques que le protoplasme, les substances de réserve conservent la forme qui leur a été une fois imprimée; la seg-

mentation déterminant sur les blastomères une surface plane, celle-ci persiste même après la séparation, de sorte que la segmentation des blastomères isolés s'effectue d'une façon comparable à la segmentation des blastomères demeurant en relation avec leur symétrique vivant ou mort : l'expérience donne constamment des larves partielles[1] qui, suivant les cas, se recomplètent ou non par régénération.

Hertwig, le premier, a clairement conçu cette action morphogène de la surcharge vitelline dans certaines conditions ; la présence de cette surcharge permet seule de comprendre l'apparente contradiction qui existe entre les résultats expérimentaux, les uns plaidant victorieusement contre la mosaïque, les autres paraissant en faveur de cette doctrine.

Le développement de larves complètes aux dépens de blastomères isolés n'a pas manqué d'embarrasser les préformistes. Aussi, avec W. Roux, tentent-ils d'en réduire la portée en prétendant que ce développement est une simple illusion. A leur dire, l'état complet des larves résulterait d'une régénération extrêmement rapide ! Ce n'est là qu'une défaite, car, outre que la régénération est inappréciable tant elle serait rapide, la régénération même est une objection très grave contre la mosaïque, je l'indiquais tout à l'heure.

D'ailleurs, en variant les procédés d'expérience, on obtient une surabondance de preuves dans le sens de l'épigenèse.

1. Crampton (1896), Driesch et Morgan (1895), A. Fischel (1897 et 1903), Chun (1896), etc.

L'action réciproque des blastomères, ou, si l'on préfère, l'influence de la forme des blastomères, sur le développement, se montre avec une particulière évidence dans les cas d'une séparation incomplète des blastomères. Ces cas se produisent, lorsqu'on secoue les œufs segmentés, ou lorsqu'on serre insuffisamment le nœud coulant insinué dans le plan de segmentation. Les deux blastomères s'écartent alors par une de leurs extrémités, tandis qu'ils restent en contact par l'autre extrémité. Pour un même blastomère se produit à la fois, dans ces conditions, le développement complet et le développement partiel : dans les régions en contact, chaque blastomère donne la moitié correspondante de l'individu ; mais dans les régions séparées, chacun, se développant isolément, fournit la même région du corps complète et normale. Il en résulte, par exemple, des êtres à deux têtes entières et bien conformées en continuité avec un tronc unique commun (fig. 3).



Fig. 3. — Têtard double, après séparation incomplète des blastomères (d'après Wetzel).

A ces essais de séparation des blastomères, on ne saurait opposer de très sérieuses objections. Les indications qu'ils donnent, aussi précises soient-elles, gagneraient cependant encore à s'appuyer sur des expériences un peu différentes. En particulier, l'intérêt serait grand de savoir comment se comporteraient des fragments d'œufs qui, détachés artificiellement avant toute segmen-

tation, ne seraient pas, par suite, l'équivalent morphologique de blastomères. Lœb (1895), puis Janssens (1905), l'un franchement épigéniste, l'autre à tendances préformistes ont pratiqué des expériences de cette nature. Plongés quelques minutes dans un mélange d'eau de mer et d'eau distillée à parties égales, des œufs d'Oursins (*Arbacia*) deviennent turgescents, leur membrane d'enveloppe se déchire en un point quelconque et une partie du protoplasme fait hernie. On obtient ainsi ce que Lœb appelle un *extra-ovat*. Cet extra-ovat adhère à la masse principale de l'œuf par un pédicule plus ou moins large et le résultat de l'expérience dépend de la largeur de ce pédicule : s'il est très large, l'œuf se développe en un individu unique et normal, comme si l'extra-ovat n'existait pas. Si le pédicule est étroit, les deux parties se segmentent, finissent par se séparer et produisent chacune un individu normal, d'après Lœb, plus ou moins déformé, quoique complet, d'après Janssens. Si la séparation des deux parties n'a pas lieu, le développement aboutit à un monstre double.

Les résultats des deux expérimentateurs sont concordants : les larves issues des œufs à extra-ovat ne sont pas des larves informes et mutilées. Cependant, dans l'hypothèse des territoires organo-formatifs, ces derniers se trouveraient répartis d'une façon tout à fait quelconque dans chacun des deux fragments de l'œuf ; les larves ne seraient pas des demis ou des quarts d'individus, mais des fragments incohérents, des groupes de territoires rassemblés sans ordre, sous l'effort de la poussée d'où résulte la hernie. Janssens observe une certaine déformation chez la plupart

des larves ; cette déformation résulte, non pas de l'absence de tel ou tel organe, mais d'un trouble de la nutrition, d'une modification plus ou moins intense des échanges. La secousse déterminée par la turgescence et l'éclatement suffirait à l'expliquer, car elle entraîne des modifications importantes dans la constitution de la substance de l'œuf.

Conclure à l'épigenèse semble être en complet accord avec la logique des faits expérimentaux. Un point reste cependant encore à débattre : si la masse d'un œuf ne correspond pas nécessairement à un seul individu, si telle est la parfaite homogénéité de cette masse qu'un fragment quelconque se développe et donne un individu complet, qu'adviendrait-il, inversement, si l'on parvenait à fusionner ensemble plusieurs œufs ? Chaque œuf pourrait-il n'être plus qu'un fragment d'individu ? C'est ainsi qu'il en advient d'après les expériences de O. zur Strassen (1898), Janssens (1905), Driesch (1910), sur l'*Ascaris* et divers Oursins. Suivant le préformisme, chaque œuf représentant un individu, seul et indivisible, la fusion de plusieurs œufs devrait rester superficielle, chacun conservant son autonomie et se développant comme s'il était seul. Or, corrélativement au degré de fusion de deux œufs, par exemple, on obtient soit un monstre double tout à fait comparable à ceux qui résultent d'une séparation incomplète des blastomères, soit un individu unique et normal, mais géant.

Ces expériences nous ramènent directement aux mêmes remarques : deux œufs accolés exercent l'un sur l'autre une action réciproque. Sans égard pour de prétendus territoires organo-

formatifs, ni pour une force supra-sensible quelconque, leur accolement modifie les conditions des échanges; ce ne sont plus deux œufs, mais l'équivalent de deux blastomères; le plan de fusion devenant, en quelque sorte, plan de segmentation, chaque œuf, sous l'action de son voisin, a fourni une moitié de l'individu, tandis que, isolé, il aurait fourni un individu unique et complet.

3. — Discussion des faits.

Cette fois nous pouvons tirer les conclusions que les expériences suggèrent à tout lecteur.

Réduire la vie à un concept métaphysique inaccessible à l'observation devient une entreprise difficile. L'organisme ne contient vraisemblablement pas autre chose que sa substance, dont le rôle ne se réduit pas à envelopper des particules étrangères menées par une « force » mystérieuse. Emanation du milieu, cette substance n'existe que par lui ; sa persistance, ses transformations dépendent exclusivement de ce milieu dont elle ne cesse point de faire partie intégrante.

Nous verrons tout à l'heure comment il faut exactement concevoir les interactions du complexe organisme × milieu, pour ne point aboutir à une conception d'un simplisme ridicule ; constatons, pour l'instant, que l'œuf étant donné, ses transformations subséquentes dépendent étroitement des conditions du milieu. Dans la mesure où celles-ci restent constantes, le développement, dans ses diverses phases, reste également constant, et cette constance même donne aux pro-

cessus cette apparence de but à atteindre, qui a trompé d'excellents observateurs. Sans doute, en milieu normal, des œufs normaux et sains paraissent impérieusement soumis à un travail de mosaïque. Mais le fait que des blastomères isolés se comportent comme un œuf entier montre, et sans discussion possible semble-t-il, que la mosaïque est une pure apparence. Il suffit que l'épigenèse soit vraie une fois, pour qu'elle soit vraie *sans exception*, pour que la mosaïque perde sa signification de phénomène nécessaire ; elle apparaît comme strictement liée à certaines conditions de milieu (action mécanique des blastomères, présence de vitellus, échanges en général). On est simplement conduit à admettre que, dans quelques circonstances, la mosaïque s'est établie d'une façon durable ; *secondairement*, le développement de certains œufs s'est spécialisé dans une seule et unique direction.

Une mosaïque adaptative est concevable; tandis qu'on ne saurait concevoir une épigenèse s'établissant aux dépens d'une substance à développement prédéterminé, fatalement conduite dans un sens. Dès lors, s'expliquent divers faits, singuliers au premier abord. Ed. Wilson, par exemple, a montré que les réactions de certains œufs se modifient entre le moment où ces œufs vont devenir mûrs et celui où ils le sont devenus : un fragment des premiers se développe en larve entière, un fragment des seconds donne une larve partielle qui se complète tardivement par régénération; les œufs d'un même animal répondent donc successivement à l'épigenèse et à la préformation; mais celle-ci se pré-

sente comme une propriété secondairement acquise sous l'influence du milieu. On peut parfaitement concevoir que cette acquisition devienne exclusive, non pas qu'il s'agisse vraiment de localisation dans des territoires organo-formatifs, mais de différenciation extrêmement précoce de substances. Les toutes récentes expériences de Morgan[1] sur des œufs de *Ciona* (Tuniciers) et de *Nereis* (Annélides) fournissent des indications de même sens. En provoquant la déviation des plans de segmentation par des compressions ménagées, on provoque du même coup des déplacements d'organes ou des imperfections de développement. Ces résultats n'infirment pas les résultats opposés obtenus sur d'autres animaux; ils sont, au contraire, éclairés par eux. Nous ne pouvons douter que l'épigenèse des premiers ne représente un état primitif, tandis que la mosaïque des seconds correspond à un état acquis, mais cette mosaïque acquise reste sans rapport avec la « préformation ».

De toutes façons, les raisons de la repousser et les preuves contre elle surabondent : le développement des blastomères isolés, la régénération consécutive presque constante suffisent amplement. La mosaïque, d'ailleurs, lorsqu'elle se produit sous une influence quelconque, n'est jamais absolue; Chabry, l'initiateur de ce mode expérimental, l'avait remarqué et noté : du blastomère survivant qui, dans ses expériences, donnait un individu partiel, naissaient des parties qui n'en naissaient pas d'ordinaire. En fait, l'œuf est une masse de substance vivante qui, dans les

1. *Arch. f. Entw-mech.*, 1910.

conditions les plus habituelles, fournit un individu et un individu d'une certaine forme, tandis qu'il fournit, si les conditions changent, soit plusieurs individus, soit un individu différent de la normale.

Le changement des conditions peut aussi bien provenir de l'œuf que du milieu. Chabry, par exemple, a observé des œufs qui, par leur aspect, différaient sensiblement de tous les autres; la substance de ces œufs n'était manifestement pas la substance habituelle. Par suite, bien que le milieu fût le milieu normal, les résultats des interactions ne pouvaient être les résultats normaux. Le développement devait donc aboutir, et aboutissait, à des formes anormales se manifestant dès la segmentation : les processus perdaient ainsi leur apparence de processus nécessaires.

En d'autres circonstances, la dislocation des blastomères devient un processus spontané, dans l'établissement duquel l'influence des conditions extérieures ne laisse aucune incertitude; c'est ce qui se produit, par exemple, chez certains Hyménoptères parasites étudiés par Marchal[1]; la femelle pond *un* œuf dans l'œuf de sa victime; le développement du second marche vite relativement à celui du premier, et un moment vient où l'hôte est déjà une larve (une chenille de papillon ou une larve de mouche), alors que le parasite n'est encore qu'un œuf à 15 ou 20 blastomères. Celui-ci, logé dans la cavité du corps ou dans l'estomac de son hôte, s'y trouve soumis à des actions diverses, tout à fait comparables aux pro-

1. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1904.

cédés expérimentaux; notons, en particulier, la déshydratation suivie de rehydratation[1]. La déshydratation résulte de la concentration des liquides organiques de la larve-hôte déterminée par le jeûne hibernal ; la rehydratation survient au printemps, lorsque le sang de la larve-hôte se dilue après absorption des sucs végétaux. Sous l'influence de la pénétration relativement rapide de liquide dans le protoplasme, les blastomères de l'œuf parasite se gonflent et se disloquent, forment des groupes isolés qui deviennent respectivement l'origine d'un individu, de telle sorte qu'un seul œuf pondu par la femelle parasite donne naissance à un véritable essaim, comprenant, suivant le cas, de 20 à 100 individus, tous semblables entre eux.

Ce processus de « polyembryonie », devenu normal chez certains Hyménoptères,[2] affecte évidemment chez eux l'apparence d'un processus nécessaire; les conditions demeurant constantes, il se reproduit constamment, mais, seul, un observateur superficiel pourrait être tenté d'avancer que ce processus dépend d'une force invisible et fatale.

Tous les faits que je viens de rapporter et les conclusions qui en découlent trouveraient un nouvel appui, s'il en fallait encore, dans les expériences consistant à faire développer des embryons en milieu modifié. La segmentation n'est point en cause, mais bien la disposition générale ou la différenciation. Rappellerai-je les larves d'Echi-

1. Bataillon a utilisé ce procédé en 1900 (*Petromyzon*).
2. Il existerait aussi chez le Tatou d'après Fernandez (1909).

nodermes placées par Herbst dans une solution de lithium ? Sous l'influence d'une modification de la tension, les larves, sans cesser de s'accroître, persistent, morphologiquement, à l'une des phases les plus précoces du développement. Et quant aux différenciations anormales, on les observe par l'examen histologique d'embryons d'oiseaux soumis à des conditions nouvelles pour eux. Elles mettent en pleine évidence ce fait qu'un organisme donné ne renferme pas, quoi qu'il arrive, une certaine quantité de tel tissu et une autre quantité de tel autre tissu. Les cellules qui constituent l'embryon demeurent longtemps capables de se différencier dans des directions variées, sous l'influence d'actions extérieures, de telle sorte que le développement, s'effectuant par plusieurs moyens, peut aboutir à des formes très différentes de la normale. Des faits particulièrement frappants traduisent d'ailleurs la capacité des éléments anatomiques à acquérir des différenciations anormales; je me borne à citer la régénération d'une antenne à la place d'un œil chez les Crustacés.

De l'ensemble on déduit en toute certitude, que les échanges de la substance vivante avec le milieu sont susceptibles de varier dans des limites assez étendues, que ces échanges ne dépendent en aucune façon d'une force inéluctable. Ignore-t-on, au surplus, que certains phénomènes que l'on serait tenté de croire particulièrement nécessaires dépendent eux aussi des actions extérieures? Je veux parler des essais, actuellement nombreux et concluants, de parthénogenèse expérimentale : le développement des œufs, qui ne peut s'effectuer normalement sans

fécondation préalable, est déterminé, en l'absence de tout spermatozoïde, par des influences variées, agissant dans certaines conditions.

Dès lors, on comprend toute la haute portée du concept lamarckien, d'après lequel les êtres vivants dérivent les uns des autres à la suite de transformations directement provoquées par leurs interactions avec le milieu. Appuyé sur les faits, il donne leur véritable sens aux résultats de la recherche expérimentale. Nous avons la certitude d'obtenir des variations qui soient des transformations évolutives, et non point la simple extériorisation d'une forme préexistante, demeurant cachée, latente, durant un certain laps de temps, ainsi qu'on l'a prétendu pour donner au Transformisme, difficilement niable, une tournure congrument téléologique.



CHAPITRE III

LA VARIATION ET SES FACTEURS

Voici donc le moment venu d'étudier en détail les interactions du complexe organisme × milieu.

Dès maintenant, nous sommes assurés que, dans la mesure où les conditions extérieures ne changent pas, la substance vivante demeure nécessairement identique à elle-même; le système d'échanges établi persiste aussi longtemps que la qualité et la quantité des matériaux en présence restent invariables.

Mais, lorsque des modifications qualitatives ou quantitatives interviennent dans la constitution du milieu, le système d'échanges se trouve aussitôt modifié; la substance vivante, alors, ne continue de vivre que si les interactions nouvelles donnent naissance à la substance nécessaire pour suppléer aux déchets. Le nouveau système d'échanges ne s'établit généralement pas d'emblée.

Tout changement dans les conditions extérieures entraîne, nécessairement, une perturbation plus ou moins profonde, des oscillations dans tous les sens durables à des degrés divers. Ces phénomènes physico-chimiques se traduisent parfois d'une façon plus ou moins nette par des changements corrélatifs dans l'aspect extérieur des organismes considérés. Quand il n'en est pas

ainsi, les changements intervenus passent généralement inaperçus ; ils sont dits physiologiques. Morphologiques ou non ces changements constituent des *variations*.

1. — Variation et variété.

Sur la signification exacte du terme variation, il convient cependant de s'entendre avec précision, comme il convient, d'ailleurs, de s'entendre sur tous les mots usités en Biologie. Non seulement, en effet, les divers auteurs ne s'accordent pas sur le sens d'un mot, mais encore un même auteur emploie le même mot un peu dans tous les sens, suivant le besoin du moment[1] ; il est certainement préférable, pour la clarté des explications, de faire un choix rigoureux parmi les diverses acceptions.

L'observation la plus élémentaire permet de se convaincre qu'il n'existe pas deux individus identiques. Aussi grande que soit leur ressemblance, on constate toujours entre eux quelques différences, grâce auxquelles on les distingue l'un de l'autre. On peut recueillir et grouper un nombre considérable d'individus se ressemblant au maximum, mais n'ayant aucun lien connu de descendance. Si l'on veut établir un terme de comparaison pour étudier les différences, on choisira suivant les considérations du moment l'un de ces individus comme étalon, comme *type* : tous les autres individus constituent autant de *variétés* groupées autour de ce type ; le terme

1. Les publications de M. H. de Vries sont un modèle en ce genre.

« variété » exprime la constatation d'une différence purement statique.

Si, au contraire, nous nous attachons à suivre, soit un individu, soit une lignée, les différences de nature quelconque, que nous observerons chez cet individu ou dans les générations successives, impliquent qu'il s'est produit un *changement*, de nature quelconque, en passant d'un moment à l'autre, d'une génération à l'autre : la différence est d'ordre dynamique, c'est une *variation*. Sous une autre forme, nous pouvons dire que « variété » s'applique à une différence entre individus quelconques, tandis que « variation » s'applique à une différence entre individus d'une même lignée; variation a pour corollaire « variabilité ».

Préciser les termes n'est point s'arrêter à une simple subtilité. Pendant longtemps, on a cru que la simple ressemblance entre individus permettait de conclure à une communauté d'origine; on a cru que l'existence de variétés impliquait la variabilité actuelle, sans qu'il devînt indispensable de constater la filiation d'individus semblables. Or, quelques naturalistes se sont efforcés de montrer l'illégitimité de pareilles conclusions. Nillson, par exemple, comparant entre eux les divers épis d'un champ de blé, constate des différences nombreuses et telles que l'on pourrait les supposer résulter de changements, de « variations » dans tous les sens. Or, chacune de ces variétés serait, au contraire, une forme fixe, génétiquement indépendante de toutes les autres, au moins actuellement. On s'en assure en triant les graines et en semant, dans des carrés séparés, celles qui proviennent d'un même épi; on

isole ainsi une série de lignées dont tous les individus présentent entre eux une constance de forme se perpétuant dans la suite des générations. Seul, le mélange de « variétés » donnait l'illusion de la *variabilité* actuelle.

La conclusion ne peut être acceptée sans discussion; les conditions dans lesquelles se sont placés les observateurs manquent d'une rigueur suffisante; là n'est pas la question pour l'instant; il s'agit simplement de montrer l'importance d'une distinction entre deux ordres de faits[1].

2. — Les modalités de la variation.

La variation nous intéresse seule ici; elle se présente sous diverses modalités qu'il convient d'examiner en détail.

Les changements doivent être considérés, en effet, à des points de vue différents suivant les cas particuliers.

Lorsqu'une variation se produit dans une lignée, il importe dès l'abord de comparer les descendants aux parents immédiats. Par rapport à ceux-ci, il advient souvent que tous les descendants n'ont pas varié et que ceux qui ont varié ne l'ont pas fait de la même façon. Ces derniers seuls retiennent notre attention. En ce qui les concerne, l'écart morphologique qui sépare chacun d'eux du parent, *l'amplitude* de la variation, est plus ou moins considérable.

Mais si, au lieu de comparer ascendants et descendants, nous comparons les descendants à l'un

1. Il va sans dire que l'observateur n'est en droit d'appeler variation une différence constatée que dans la mesure où, par un procédé quelconque, il a assisté au changement.

quelconque d'entre eux, ce n'est plus alors simplement d'amplitude qu'il s'agit. Il se peut que tous les individus se ressemblent à l'amplitude près, c'est-à-dire que, pour tous, la variation ait porté sur la même particularité morphologique. Assez souvent, cependant, le changement a porté, suivant les individus, sur des particularités différentes, de sorte que, pour une même génération, apparaît la *diversité* des variations.

Amplitude et diversité ne constituent point les modalités les plus importantes. On l'a dit souvent, variation n'implique pas nécessairement évolution, et l'on doit examiner avec soin parmi les variations celles qui sont évolutives et les distinguer de celles qui ne le sont pas. Alors intervient la notion de *durée.*

La durée d'une variation doit être considérée tant chez l'individu qui change que dans la lignée. Lorsqu'un être varie par rapport à lui-même ou par rapport à ses progéniteurs et que la cause déterminante cesse d'agir, deux éventualités se présentent : dans la première, la variation disparaît plus ou moins vite chez l'individu ou bien elle persiste pendant toute la vie, mais en aucun cas ne se retrouve dans la descendance immédiate ou médiate : passagère ou persistante, la variation demeure strictement *individuelle* et n'intéresse pas directement l'évolution.

Celle-ci paraît plus spécialement liée à la deuxième éventualité, celle de variations durables, passant d'une génération à l'autre, et que, pour cette raison, nous nommerons *évolutives.*

Ici encore, d'ailleurs, des distinctions paraissent nécessaires. De ce qu'une variation se maintient dans une lignée, il ne s'ensuit pas qu'elle s'y

maintienne intégralement ni indéfiniment. L'amplitude peut subir des alternatives diverses, soit une sorte d'oscillation, soit un accroissement, soit une diminution progressive aboutissant à la disparition de la variation au bout d'un nombre plus ou moins considérable de générations. Quant à la durée, on ne saurait considérer une à une toutes ses possibilités, qui répondent à autant de cas particuliers. Indépendamment de l'amplitude, dès que la durée d'une variation dépasse l'individu qui a varié, et quel que soit son terme, elle se confond avec l'hérédité. On ne saurait, sans abus, limiter l'hérédité aux cas, pratiquement et théoriquement inexistants, d'une durée indéfinie.

Les modalités de la variation ne sauraient évidemment rester enfermées dans le cadre que je viens de tracer. Les diverses catégories sont reliées entre elles par une série de modalités intermédiaires qu'il est vraiment impossible de mentionner, ni d'ailleurs de prévoir. Quelques-unes d'entre elles ressortiront au cours des chapitres suivants. Une question fort importante se présente, cependant, à nous.

Sous le nom de *mutations*, on tente de distinguer, depuis quelques années, un mode de variation particulier : la mutation serait une variation de très grande amplitude, marquant un écart tout à fait net entre le progéniteur et l'engendré ; cet écart serait toujours de même valeur, de telle sorte que tous les individus ayant subi la variation seraient comparables entre eux. Observons l'*Œnothera lamarckiana*, si longuement étudié par M. de Vries ; nous constatons que la fleur renferme un style surmonté de quatre stigmates qui dépassent les étamines ; or,

il existe parfois des individus dont le style, extrêmement court, est quasiment caché au fond de la corolle. Le raccourcissement atteindrait toujours le même degré chaque fois qu'il se produit; il n'existerait pas, d'après M. de Vries, d'individus à style raccourci à des degrés divers. La *mutation* serait donc une variation d'amplitude constante.

Ce serait aussi une variation qui apparaîtrait *spontanément*, indépendamment des interactions de l'organisme et du milieu ; elle serait enfin immédiatement héréditaire. Il est bon d'ajouter que Darwin avait reconnu l'existence de ces variations brusques, sous le nom de « sports », sans leur attribuer de pareilles propriétés.

Aux « mutations », on oppose les *variations fluctuantes* ou *fluctuations*. Celles-ci se produiraient sous l'action du milieu, leur amplitude différerait suivant les individus, de telle sorte qu'il serait toujours possible de grouper une série continue d'individus frères s'écartant de plus en plus d'un certain type, jusqu'à une limite infranchissable : une plante à fleurs rouges veinées de blanc produira par exemple des individus chez lesquels le blanc sera plus ou moins accusé et l'on trouvera tous les intermédiaires entre le rouge et le blanc purs. La variation se réduirait, en somme, à des oscillations entre deux termes, oscillations strictement individuelles, très exceptionnellement héréditaires pour les degrés extrêmes. Le plus souvent, la fluctuation, si tels étaient vraiment ses caractères, ne serait pas une variation évolutive, puisque le changement effectué reste borné à l'individu même qui l'a subi, puisqu'il ne s'agit que d'un changement tempo-

raire, devant laisser la place à la forme initiale. Comme conséquence nécessaire, toute variation évolutive prendrait naissance en dehors de l'action du milieu, et dépendrait de forces inconnues.

Que vaut cette distinction? L'amplitude d'une variation, la fixité de cette amplitude permettent-elles de reconnaître une différence fondamentale entre plusieurs modes de variations.

On nous représente les « mutations » comme des variations « latentes » que l'organisme tient en réserve toutes prêtes. Une plante, un animal quelconque posséderaient donc, en dehors de ses caractères extérieurs habituels, un certain nombre d'autres caractères cachés destinés à sortir pour se substituer aux premiers. Ce point de vue contemporain ressemble étonnamment à l'ancienne théorie de l'emboîtement des germes, d'après laquelle un individu quelconque renferme, emboîtés l'un dans l'autre, tous ses descendants appartenant aux générations successives à venir, chacun d'eux complètement formé et n'ayant plus qu'à grandir. La théorie de la mutation n'est pas moins simpliste; repose-t-elle sur un fondement solide? Elle repose uniquement sur une connaissance incomplète des circonstances : on a suivi des cultures de plantes durant un certain temps, sans se préoccuper jamais des conditions de culture, sans chercher à démêler les mille et une variables qui constituent le milieu ; on a constaté de loin en loin des variations relativement brusques, morphologiquement tout au moins, quoique cependant d'une assez faible amplitude; après quoi on s'est cru autorisé à généraliser.

Mais, en fait, les mutationistes ne font pas abstraction complète du milieu, puisque, d'après

eux, les « caractères latents » ne pourraient sortir s'ils n'étaient déclanchés par les conditions extérieures. Nous nous demanderons alors, une modification de milieu paraissant nécessaire pour donner le branle, pourquoi cette modification ne se serait pas produite plutôt pour créer le caractère lui-même. Au demeurant, les procédés mis en œuvre pour l'étude des « mutations » montrent clairement les effets de l'interaction de l'organisme et du milieu ; il faut cultiver plusieurs années, quatre, cinq, six années, dans des terrains fumés, bien préparés, pour obtenir le changement « brusque ». Parfois, la variation morphologique apparaît subitement, mais parfois aussi sa venue est plus ou moins progressive. Et l'on se rend, en somme, fort bien compte des phénomènes : à la suite des interactions s'effectuant dans les conditions habituelles, l'organisme a acquis une forme donnée que l'observateur décompose en un certain nombre de caractères. Soumis à des conditions nouvelles, l'organisme se modifie dans sa constitution, et ces modifications se traduisent, après un temps variable, par un changement brusque des caractères considérés. La variation visible se prépare ainsi longuement, sans se manifester, quelle que soit la raison qui fasse obstacle à cette manifestation. Giard comparait justement ce phénomène à celui qui se produit dans certaines réactions chimiques. Parfois, en effet, « pour faire virer la coloration d'un liquide, il faut ajouter goutte à goutte le réactif, jusqu'au moment où, tout à coup, la réaction se produit et la coloration nouvelle apparaît[1]. » La « muta-

1. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 1905.

tion » résulte ainsi d'une série de variations invisibles, qui sont exactement du même ordre que les variations visibles, d'amplitude variable, désignées sous le nom de fluctuations. Dans un cas, la modification physico-chimique ne s'extériorise pas, dans un autre cas, elle s'extériorise. La question revient à savoir, si dans ce fait de non-extériorisation réside un caractère distinctif fondamental. Or, l'observation et l'expérience montrent que la traduction morphologique d'un certain état physico-chimique dépend encore des conditions de milieu.

Dans le cas, par exemple, de l'Œnothère à style court, la brièveté du style n'est pas liée à un certain nombre de millimètres ; on rencontre, et j'ai rencontré des styles courts de longueurs variables formant intermédiaire entre l'*Œnothera brevistylis* et l'*Œnothera lamarckiana ;* les longueurs diverses correspondent évidemment à autant d'états physico-chimiques qui, dans certains cas, deviennent explicites et ne le deviennent pas dans certains autres. Tout récemment, Planchon étudiant expérimentalement la « mutation » de *Solanum commersonii*, observe que ses plantes restent non modifiées en apparence pendant quatre années, présentent un aspect particulier la cinquième année, pour changer enfin le sixième et devenir comparable à *Solanum tuberosum*, notre pomme de terre vulgaire. Mieux encore ! parmi les individus modifiés, les uns constitueraient une mutation complète, les autres une demi-mutation[1].

Les états intermédiaires deviennent ainsi nette-

1. *Ann. de la Fac. des Sc. de Marseille*, 1910.

ment explicites, mais on remarque qu'ils ne le deviennent pas nécessairement pour des individus placés, en apparence, dans les mêmes conditions. Chacun de ces individus, d'ailleurs, diffère nécessairement de son voisin, et cela suffit pour que les conditions ne soient pas les mêmes.

Sur ces différences des conditions, l'expérience de Marchal[1] avec la Cochenille du Pêcher (*Lecanium corni*) est absolument décisive : Marchal obtient le passage brusque de cette forme à une autre en cultivant la Cochenille sur l'Acacia. On ne peut pourtant pas conclure qu'entre ces deux formes stables, il n'y a point d'autre forme stable possible, ce que ne manquerait point de faire tout observateur qui se contenterait de comparer les deux Cochenilles en négligeant de rechercher leur milieu d'origine et de varier les conditions. En effet, il se trouve qu'en cultivant le *Lecanium corni* sur diverses plantes, Vigne, Glycine, etc., on obtient une série d'intermédiaires morphologiques..

Les recherches de A. Delcourt sur *Notonecta glauca* (Insecte hémiptère) montrent que l'existence ou l'absence d'intermédiaires morphologiques dépendent aussi de conditions géographiques: *N. glauca* et *N. furcata* se rejoignent, dans le Midi, par une série de transitions, tandis que les deux formes sont séparées, dans le Nord, par un hiatus. Est-ce d'un côté fluctuation et de l'autre mutation ?

Nous ne pouvons donc établir aucune différence entre deux modes extérieurs de variations; ces deux modes se confondent et dépendent exclu-

1. C. *R. de la Soc. de Biol.*, 1909.

sivement de l'ensemble des conditions extérieures. La différence repose sur un critérium tellement indécis, l'absence d'action du milieu est si mal prouvée, que tel auteur[1] considère la mutation comme déclanchée par le milieu agissant sur la *substance germinale* et parle de fluctuations devenues, à la longue, mutations! Et nous parvenons à cette constatation pure et simple: certaines variations sont héréditaires ou le deviennent, d'autres restent individuelles. A quoi tient pour une variation la possibilité de persister dans une lignée — question sur laquelle nous reviendrons —? Elle n'est nullement liée à l'amplitude de la variation ; cette amplitude nous apparaît même comme purement contingente, à ce point qu'il n'est point malaisé de montrer qu'une variation d'amplitude morphologique minimum, variation presque strictement interne, « physiologique », présente autant et plus d'importance évolutive qu'une variation à grande amplitude. A. Delcourt, par exemple, a pu constater que deux formes de Notonectes se comportent différemment l'une par rapport à l'autre, suivant qu'elles proviennent du Nord ou du Midi[2]. Ainsi que nous venons de le voir, entre *Notonecta glauca* et *N. furcata* existent, dans le Midi, toutes les transitions morphologiques, transitions qui manquent dans le Nord. Or, dans le Midi, *N. glauca* et *N. furcata* s'accouplent, tandis qu'elles ne s'accouplent pas dans le Nord. Cependant les Notonectes du Nord et celles du Midi se ressemblent au point que l'observateur,

1. Cuénot, *Genèse des espèces animales*, Alcan, 1911.
2. C. *R. de la Soc. de Biol.*, 1909.

même prévenu, ne les distingue pas toujours les unes des autres. Entre les deux la différence est grande, toutefois, du moins au point de vue de la *N. furcata* du Nord : si l'on met dans un bocal plusieurs *N. furcata* mâles de Paris avec un *N. glauca* femelle de même provenance, les mâles s'accoupleraient entre eux plutôt que de s'accoupler avec la femelle. Mais si l'on remplace *N. glauca* femelle de Paris par un *N. glauca* femelle du Midi, l'accouplement s'effectue aussitôt. Suivant toute évidence, la similitude d'aspect extérieur masque une différence de constitution interne, précédant peut-être une variation morphologique que nous verrons se produire subitement. Pour l'instant, l'amplitude de la variation morphologique est aussi faible que possible, tandis que l'importance de la variation physico-chimique est extrêmement considérable.

Pour aller au fond des choses, il ne serait peut-être pas absurde de penser que cette variation à si faible amplitude morphologique représente le mode le plus fréquent de variation. Mais cette faiblesse d'amplitude ne permet pas de distinguer une variation « lente », par opposition à une variation qui serait « brusque » puisque la « brusquerie » n'est que l'effet possible d'une préparation cachée. Ce que l'on peut dire, et qui ressort des faits précédents, c'est que, suivant les conditions, les variations morphologiques s'établissent plus ou moins rapidement.

Il est cependant des variations morphologiques à grande amplitude qui s'établissent très brusquement. Le Dantec a très justement et très

clairement insisté sur ce point que les « mutations » se rapportaient fréquemment à des cas de *polymorphisme*[1]. Or, le *polymorphisme* n'est pas une variation durable ; bien au contraire, un organisme « polymorphe » est un organisme capable de changer d'aspect extérieur, sans subir un grand changement physico-chimique. Le polymorphisme caractérise nombre d'animaux et de plantes : la Renoncule aquatique, la Renouée amphibie dont les feuilles aériennes diffèrent des feuilles immergées, de nombreux Champignons dont les appareils mycéliens ou fructifères présentent plusieurs aspects, certains même, tels que le *Dematium pullulans*, se montrent sous six aspects différents. Chacun des aspects se distingue nettement du voisin, de sorte que l'on se trouve en présence d'une variation de très grande amplitude. Suivant la remarque de Le Dantec, le polymorphisme biologique correspond trait pour trait à l'allotropie ou à l'isomérie chimiques ; le double système cristallin du soufre, par exemple, appartient à une seule et même substance qui ne perd ni ne gagne rien en passant du rhomboèdre au prisme ou inversement.

Néanmoins, ces changements dépendent exclusivement des conditions de milieu. Les chimistes ont depuis longtemps précisé les conditions suivant lesquelles le soufre et les autres corps changent de forme cristalline, sans cependant subir de modifications appréciables par nos moyens d'analyse. De leur côté, les naturalistes connaissent quelques-unes des conditions du polymorphisme dans un certain nombre de cas particuliers. La

1. *La crise du transformisme*, Paris. Alcan, 1909.

vie aquatique ou la vie aérienne, la situation dans l'eau ou à la surface de l'eau déterminent l'apparition de telle ou telle forme de feuilles chez la Renouée amphibie, chez les Renoncules aquatiques ; le polymorphisme du *Dematium pullulans* se produit dans les cultures vieilles d'une façon plus nette que dans les cultures fraîches.

Avec quelques variantes, les mêmes considérations s'appliquent au polymorphisme saisonnier, sexuel, social et autre.

Dans certaines circonstances, nous ignorons les conditions extérieures d'où résulte le polymorphisme ; mais nous ne pouvons douter que ces conditions existent.

En fait, *toute variation dépend du milieu, toute variation se ramène au mode fluctuant, toute variation passe ou ne passe pas d'une génération à l'autre, suivant le cas.* C'est la conclusion qui se dégage des faits d'observation ou d'expérience.

3. — Les variations suivant l'organisme.

Telles sont les conditions générales et les caractères fondamentaux de la variation. Quelques précisions s'imposent.

Le phénomène résulte de l'action réciproque *d'un certain organisme* et *d'un certain milieu.* Tous les organismes ne se comportent pas de la même manière lorsqu'interviennent des conditions nouvelles pour eux : des organismes différents se modifient différemment dans des conditions identiques ou analogues ; toutes les parties d'un organisme déterminé ne subissent pas de la même manière les effets de l'interaction.

Les animaux, d'une façon générale, varient avec une facilité d'autant plus grande qu'ils sont moins avancés dans leur développement : un jeune mieux qu'un adulte, une larve ou un embryon mieux qu'un jeune. Les produits sexuels présentent évidemment la plasticité la plus grande, les exclure de cette possibilité de varier ne serait pas moins excessif que de refuser cette possibilité à un embryon, quel que soit son âge. Quant à l'animal adulte, sa morphologie change difficilement. Souvent, il ne s'accroît plus et la présence d'un squelette rigide s'oppose à la plupart des variations. Comparons, par exemple, les Oursins réguliers dont la bouche et l'anus occupent les deux extrémités de l'axe central, aux Oursins irréguliers chez lesquels ces deux orifices se trouvent sur une même face : si nous admettons que ceux-ci dérivent de ceux-là, le déplacement de l'anus n'a pu s'effectuer d'une façon apparente qu'au moment de la métamorphose, car on ne conçoit guère une variation de cet ordre, si faible soit-elle, chez un Oursin encroûté de sels calcaires et parvenu à son complet développement. Toutefois, les tissus de l'adulte se renouvellent d'une façon constante par une sorte de mue partielle, mais continue, de sorte que de faibles modifications peuvent toujours intervenir. Ce renouvellement atteint chez certains animaux, et tout particulièrement chez les Annélides, une intensité assez accusée, sous diverses influences, pour que leur croissance puisse être considérée comme indéfinie. La croissance se confond alors avec la régénération, grâce à laquelle l'état adulte n'est, pour ainsi dire, jamais atteint. Tel est, d'ailleurs, précisément

le cas des végétaux vivaces qui perdent tous les ans une partie de leurs organes et les renouvellent tous les ans en les augmentant.

Lorsque la mue atteint cette intensité, l'adulte devient capable de varier morphologiquement ; mais, même dans les cas où les interactions avec le milieu ne se traduisent par aucun effet visible — ni durable, — il advient souvent que l'effet apparaît chez les descendants immédiats nés au cours de ces interactions. Nous aurons l'occasion de le constater.

En dehors de ces conditions d'âge, quelques auteurs estiment que certains organismes possèdent une grande fixité, qu'ils « résistent » victorieusement aux modifications intervenues dans le milieu. Ils font beaucoup valoir que diverses plantes et divers animaux présentent actuellement le même aspect que présentaient leurs plus lointains ascendants connus. Cette soi-disant fixité se ramène à la notion générale de composition du milieu. Tandis que certains organismes rencontrent rarement les conditions favorables à leur existence, certains autres trouvent au contraire un peu partout les éléments nécessaires à leurs échanges habituels. Leur fixité tient, en somme, non pas à une qualité mystérieuse de leur substance, mais à la difficulté de rencontrer des conditions susceptibles d'entraîner une modification importante de leur système d'échanges. Dans le langage courant, on qualifie ces organismes de « robustes », par opposition à ceux dont la substance se modifie sous des influences plus nombreuses et que l'on dit « délicats ».

En outre, on connaît des animaux et des plantes qui paraissent « résister à la variation », non

parce qu'ils ne subissent jamais aucun changement, mais parce que, ayant varié, ils reviennent peu à peu à leur forme première. Houssay, par exemple, en soumettant au régime carnivore un certain nombre de poules, observe tout d'abord plusieurs modifications de divers ordres, mais après deux ou trois générations successives[1] soumises au même régime, l'importance de ces modifications diminue et tout semble se passer comme si l'on assistait à un retour en arrière. De même, en modifiant la nourriture d'un papillon, *Ocneria dispar*, Pictet observe tout d'abord une variation morphologique, puis un retour vers la forme initiale suivi d'une variation nouvelle différente de la première[2].

Ce dernier cas porte en lui-même l'explication du phénomène de la prétendue résistance opposée par l'organisme à la variation. Ne s'est-il pas simplement produit ceci : sous l'influence d'un changement de milieu — le milieu alimentaire en l'espèce, — les interactions ont varié et il s'ensuit l'établissement d'un nouveau système d'échanges. Ce nouveau système correspond, *dans les conditions données*, non pas à un équilibre stable, mais à un équilibre instable, et nous assistons à un retour vers l'équilibre primitif. Celui-ci paraît correspondre aux conditions nouvelles du milieu dans le cas des poules de Houssay. Il n'en est certainement pas ainsi pour les papillons de Pictet : le retour à l'équilibre

1. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1903.

2. *Mémoires de la Société de Phys. et d'Hist. nat. de Genève*, 1905. Il s'agirait, d'après l'auteur, d'un retour vers la forme ancestrale, hypothèse toute gratuite qu'il n'y a pas lieu d'examiner en ce moment.

ancien — ou qui nous paraît tel, morphologiquement — ne correspond pas à un équilibre stable et les échanges continuent à varier, quoique d'une façon différente. Des fluctuations véritables se produisent, jusqu'au moment où s'établit un système d'échanges incontestablement adéquat au milieu. A ce moment, la forme extérieure reste fixe. Suivant toutes probabilités, un phénomène analogue correspond aux cas de même genre et l'on peut se demander si, en poussant l'expérience plus loin, Houssay ne l'aurait pas également constaté.

Rien n'autorise donc à dire qu'un animal, qu'une plante quelconque « résistent » à la variation; avant toute affirmation, un examen complet des conditions de l'observation ou de l'expérience s'impose absolument. Les organismes, sans aucun doute, ne se ressemblent pas ; leurs interactions avec le milieu ne se superposent certainement pas. Même s'il était vrai, comme le dit Le Dantec[1], que les possibilités de variation morphologique deviennent de plus en plus rares, néanmoins les variations physico-chimiques — ou physiologiques — demeureraient fréquentes et susceptibles de se traduire par des modifications plus ou moins importantes de l'aspect extérieur.

Par une curieuse rencontre, la même question de fixité se pose à nouveau pour les parties d'un même organisme : la colonne vertébrale, par exemple, passe pour varier peu, relativement aux autres parties du corps. Il est certain qu'un être quelconque, plante ou animal, ne subit pas un

1. *La stabilité de la vie*, F. Alcan, 1910.

remaniement morphologue total chaque fois qu'il se modifie ; il est également certain que les variations semblent affecter de préférence un organe plutôt qu'un autre. C'est ainsi que dans les conditions où l'on place d'ordinaire les œufs de poule pour les recherches d'embryologie expérimentale, le système nerveux est plus souvent affecté — et l'est de manières plus diverses — que l'ensemble des autres organes, si l'on considère seulement l'embryon. On ne peut cependant pas en conclure qu'un individu se compose de parties indépendantes dont les unes « résisteraient », dont les autres « ne résisteraient pas » à la variation. La vérité est tout autre. Un être vivant subit les influences externes inaccoutumées par l'ensemble de ses parties qui constituent un organisme homogène ; la rupture d'équilibre et les oscillations qui la suivent n'intéressent pas seulement un coin plus ou moins retiré de la substance de cet être ; elles intéressent l'être tout entier comme l'intéresse tout entier le système d'échanges nouveau qui s'établit; seul, se localise le changement morphologique qui traduit la modification d'ensemble résultant du nouvel équilibre. Suivant toutes probabilités, la variation morphologique affecte telle ou telle partie, au gré des interactions, elle répond à certaines interactions, et peut-être les perturbations qui interviennent le plus habituellement dans le milieu mettent-elles en jeu certaines affinités de préférence à certaines autres, relativement à un organisme considéré.

Quoi qu'il en soit de cet essai d'explication, rien n'autorise à supposer autre chose, dans ce phénomène, que le libre jeu des interactions permanentes du complexe organisme$\times$milieu ; tout

nous pousse à poursuivre nos investigations dans ces voies si clairement tracées par Lamarck; plus nous irons et mieux nous préciserons les conditions si multiples qui régissent les variations organiques.

Par contre, il y a sérieux danger, au point de vue du progrès de nos connaissances, à s'éloigner de cette voie: on risque ainsi de faire fausse route, de nier, par exemple, comme certains le font, toute variation parce qu'on s'hypnotise sur un caractère et qu'on ne le voit point changer durant un certain temps. Le mal est tout actuel: pour suivre le style d'une plante ou la pubescence d'une graine et constater leur constance plus ou moins relative, on néglige la plante entière et les conditions de sa culture. Dès lors, on ne saurait parvenir à comprendre les conditions de la constance d'un caractère donné et l'on ignore tout de la variabilité d'autres caractères, dans les mêmes conditions; il est plus facile de résoudre le problème en supposant l'organisme isolé du milieu.

4. — La non spécificité de l'interaction.

Ce que nous constatons avec la dernière évidence et qui ressort des pages précédentes, ce sont les différences que présentent les divers êtres vivants vis-à-vis des influences incidentes. Pour une même incidence, tel se modifiera dans un sens, tel se modifiera dans un autre, tel encore paraîtra peu sensible à l'incidence, ou bien succombera, ne pouvant se mettre en équilibre avec elle. Ces différences, suivant les organismes, tiennent évidemment aux différences de constitution de chacun d'eux. J'ai indiqué précé-

demment combien nombreux étaient les protoplasmes; je ne saurais trop y insister, cette notion présentant une importance capitale pour aider à comprendre quelque chose au problème si complexe de l'évolution. Les divergences de constitution portent, en effet, non seulement sur des êtres génétiquement très éloignés les uns des autres, mais elles portent aussi, quoique à un degré moindre, sur des êtres issus d'une souche commune. Dans toute expérience d'embryologie on constate que pour une variation donnée du milieu, des individus semblables ne varient pas tous de la même façon, et que, inversement, pour des variations différentes du milieu, des individus dissemblables varient de la même façon. L'expérimentateur se trouve en présence d'une sorte d'indéterminisme apparent qui, pendant longtemps, a jeté la suspicion sur la valeur des recherches de cet ordre : on leur déniait tout caractère scientifique. A l'heure actuelle, les néo-vitalistes en tirent un argument à l'appui de leurs conceptions. Si, disent-ils, il n'existe aucun rapport constant entre les « actions de milieu et les réactions de l'organisme », c'est que celles-ci se réduisent à la simple extériorisation de « caractères préexistants » et que l'extériorisation d'un caractère plutôt que d'un autre s'effectue sans doute suivant un ordre indépendant des « excitant »[1] externes : ceux-ci produisent un déclanchement et nullement le caractère.

Tel est bien le point de vue que nous avons déjà rencontré et qui se présente ici sous l'un de

1. C'est aux variations du milieu que couramment, mais improprement, on donne le nom d' « excitant ».

ses aspects particuliers. Nous savons déjà quel crédit mérite la conception des « facteurs internes »; il importe néanmoins de nous expliquer définitivement sur la signification véritable de cet indéterminisme expérimental.

Lorsque, envisageant les variations des composants du milieu, on croit constater l'absence d'un rapport entre ces variations et l'effet produit, c'est parce qu'on oublie qu'un composant quelconque intervient non par sa nature propre, mais par l'action qu'il exerce. A cet égard, des composants très différents, en apparence, exercent des actions équivalentes. Les élévations thermiques et les vibrations mécaniques, par exemple, qui semblent à première vue très éloignées l'une de l'autre, déterminent, suivant Fischer, des effets comparables dans l'ensemble. L'étude des sels en solution fournit également l'occasion de constater de nombreuses équivalences d'action chimique, sans préjudice de l'action physique que tous exercent à un degré plus ou moins accusé. Parler de la non spécificité d'un composant dans l'interaction du complexe organisme×milieu revient donc à confondre ce composant avec son action; celle-ci s'exerce toujours nécessairement de la même façon et nul ne songe à dire, même parmi les néo-finalistes, qu'un composant quelconque du milieu renferme en lui une série d'actions prédéterminées.

Mais cette action, toujours la même, ne s'exerce pas toujours dans des conditions identiques. On l'a dit depuis longtemps, entre la cause et l'effet s'interpose l'objet et l'on s'étonne d'avoir à y insister. Or, en la circonstance, l'objet n'est autre qu'un être vivant, objet dont la constitution diffère d'un indi-

vidu à l'autre et par essence, pourrait-on dire. Parfois, avec Hertwig, on désigne ces différences de constitution sous le nom de « facteurs internes ». Prise dans ce sens, la locution est tout à fait fâcheuse, car elle semble désigner bien autre chose. Elle exprime simplement ce fait nécessaire que par son origine, par ses échanges incessants chaque fragment de substance vivante possède une constitution qui lui est propre. Et par suite, comme ce fragment joue sa partie dans l'interaction générale des composants du milieu, le résultat dépend de sa constitution, aussi bien que de la nature des incidences.

D'autre part, la constitution de l'organisme dépendant des interactions antécédentes, nous voici conduits à concevoir la substance vivante, non pas en bloc, mais aux moments successifs de son existence. Sa constitution à un moment donné résulte toujours de sa constitution à un moment précédent et des interactions qui ont eu lieu entre les deux moments considérés. C'est une série d'interactions, série continue et jamais interrompue, dans laquelle l'antécédent conditionne le conséquent. Des transformations continuelles se succèdent ainsi depuis l'instant où la substance vivante considérée s'est dégagée du milieu dont elle émane ; de ces transformations résulte la constitution que la substance possède quand l'observateur intervient.

Des faits nombreux montrent combien il faut peu, en apparence, pour modifier un organisme et le différencier d'un autre organisme qui, théoriquement, devrait lui ressembler jusqu'à l'identité. Considérons les œufs d'une même femelle

— Poisson, Batracien, Echinoderme — fécondés par le même mâle et appartenant à une seule ponte : jamais les conditions inhérentes à l'organisme ne peuvent être plus semblables et, véritablement, on concevrait plutôt l'identité qu'une simple similitude. Plaçons ces œufs dans le même cristallisoir, de telle sorte que les conditions externes soient aussi voisines que possible de la normale. Théoriquement, le développement devrait s'effectuer, pour tous, de la même façon. Or, si nous comparons entre elles les larves issues de ces œufs même dès le début de la segmentation, en dépit de l'apparente identité des conditions, nous ne trouvons pas deux individus semblables, aussi faible que soit, d'ailleurs, la différence qui les sépare. Les uns évoluent un peu plus vite que les autres, ils sont plus gros ou plus petits, leurs contours extérieurs ne sont pas superposables. Que signifient ces différences qui se manifestent ainsi parmi les individus issus d'une souche commune ? Signifient-elles que chaque œuf renferme des « déterminants », des « particules représentatives » quelconques qui impriment au développement son allure individuelle, indépendamment des interactions qui se sont succédé ? Hypothèse purement gratuite, à tous égards, ou plutôt langage vicieux répondant simplement au besoin de représenter les phénomènes par une image concrète. Le milieu est ici normal, remarquons-le, de sorte que les conditions externes ne pourraient intervenir que dans une faible mesure comme agents d'extériorisation. Au demeurant, l'ensemble des conditions étant donné, les différences proviennent bien évidemment de la substance des œufs se déve-

loppant en milieu normal. Loin de traduire l'intervention d'une influence mystérieuse, ces différences manifestées au cours du développement signifient qu'à un moment donné de leur évolution, sous l'influence des conditions externes, les œufs ont individuellement subi des modifications diverses : leur formation n'a pas débuté au même instant, ils occupaient, dans l'organisme maternel, des situations nécessairement spéciales à chacun d'eux. Des considérations de même ordre s'appliquent aux spermatozoïdes qui ont fécondé ces œufs. Pour ces raisons et d'autres encore, au moment même où ils commencent à se développer, ces œufs présentent entre eux des dissemblances plus ou moins accentuées; évoluant sous l'influence de conditions déterminées, communes à tous si l'on veut, ils se comportent d'une façon nécessairement différente; ils acquièrent, par conséquent, une constitution qui ne saurait être la même pour tous. Cette constitution représente, en définitive, le résultat de toutes les interactions passées de l'œuf, depuis le début de sa formation, et des autres composants du milieu, de même que la constitution fondamentale de cet œuf résulte de toutes les interactions auxquelles ont pris part l'immense série de ses ascendants. Toutes ces causes *actuelles* et *passées* ont pour effet nécessaire de donner à chaque être pris à part une constitution propre, *une individualité*, qui n'est pas superposable à celle de son voisin.

Une remarque s'impose dès lors, au point de vue expérimental. Si, en raison de cette individualité dont le sens ne nous échappe plus, un organisme se comporte dans des conditions habituelles de

milieu autrement que ne se comporte un autre organisme semblable également placé dans les conditions normales, à plus forte raison constaterons-nous des façons d'être divergentes, quand aux dissemblances des individus, viendront s'ajouter des influences externes anormales. Sous leur action, les particularités physico-chimiques de chacun se manifesteront au maximum et leur incohérence apparente induira fatalement en erreur tout observateur qui s'en tient à l'examen des phénomènes extérieurs.

5. — Variation, adaptation, sélection.

Cela posé, qu'il était essentiel de développer suffisamment, il convient de nous demander quels rapports existent entre *variation* et *adaptation* : quand a-t-on le droit de dire qu'un organisme est adapté à certaines conditions? L'adaptation doit s'entendre aussi bien dans le sens individuel que dans le sens héréditaire; un individu qui a varié et qui ne transmet pas sa variation à sa descendance pourrait n'en être pas moins adapté. Par adaptation, nous entendrons donc *le fait, pour un être vivant, placé dans un certain milieu, d'avoir avec ce milieu un système d'échanges compatible avec la vie.* Aucune apparence extérieure ne permet de décider si l'être considéré est ou n'est pas adapté; l'adaptation est, avant tout, un phénomène physico-chimique et l'on ne peut, sans abus, parler de *forme* adaptive ou non. Des formes très analogues correspondent à des systèmes d'échanges très différents et inversement.

Au surplus, tout l'intérêt de la question réside

dans les conséquences que comporte notre définition. A ce point de vue, plusieurs éventualités doivent être envisagées.

Considérons un organisme qui vit dans un milieu donné, que se passe-t-il si le milieu vient à changer? L'organisme se trouve évidemment placé entre deux alternatives : la vie ou la mort. S'il vit, nous disons qu'il est adapté ; sa mort prouvera qu'il ne l'était pas. Entre ces deux alternatives, cependant, existe-t-il une barrière infranchissable, est-ce tout l'un ou tout l'autre? Évidemment non. La persistance de la vie n'est pas liée à un seul système d'échange, et l'on conçoit tous les degrés entre le système d'échanges le plus favorable et la suppression plus ou moins complète des échanges. Tels organismes, appartenant à la même lignée, vivent dans des conditions diverses et qui ne sont pas nécessairement les meilleures ; d'autres végètent plutôt qu'ils ne vivent, et de leur système d'échanges résulte une destruction graduelle plus ou moins rapide. On passe ainsi, par une série d'intermédiaires, des adaptés aux malades et aux mourants.

Retenant seulement les premiers, demandons-nous ce qu'ils deviennent, lorsque persiste le nouveau milieu. Le nouveau système d'échanges persiste parfois dans un grand nombre de cas et, par suite, persiste aussi la variation morphologique qui le traduit. Mais le nouveau système d'échanges n'est pas nécessairement durable ; ce système évolue et ne cesse pas fatalement pour cela d'être compatible avec la vie (Papillons de Pictet, par exemple), mais il peut correspondre, — sans que cela s'impose, cependant —, à

une série d'aspects morphologiques différents.

Une seconde éventualité se présente quelquefois : aux conditions nouvelles de milieu se substituent des conditions antécédentes. Dans cette occurrence, parmi les individus qui survivent, les uns paraissent parfois revêtir la forme ancienne, tandis que d'autres conservent la forme acquise. Or, pour les uns comme pour les autres, le système d'échanges a nécessairement changé. Dans le premier cas, la modification de forme rend perceptible la modification des échanges, ce qui n'a pas lieu dans le second cas. Cela signifie simplement qu'à des aspects morphologiques très voisins correspondent des échanges différents, compatibles les uns et les autres avec la vie.

De l'ensemble de ces considérations découle la conclusion qu'une variation n'aboutit pas nécessairement à une adaptation, mais qu'elle y aboutit souvent. Quant à la traduction morphologique, individuelle, elle peut persister autant que persistent les conditions analogues du milieu pour les générations successives ; héréditaire, elle continue dans la descendance, bien que les conditions extérieures et les échanges se modifient. Le système d'échanges est compatible avec la vie dans les deux circonstances, et peut-être la différence qui les sépare l'une de l'autre répond-elle simplement à une question non de nature dans les transformations effectuées, mais de degré dans l'établissement d'un système d'échanges.

L'organisme franchit-il ce degré ? ou bien doit-on vraiment admettre l'existence d'un obstacle entre variation individuelle et variation héréditaire ? Le moment n'est pas venu d'en décider.

Dès maintenant, toutefois, ne peut-on pas dire que l'organisme franchit souvent, sans doute, le degré, qu'il le franchit plus ou moins vite, suivant les cas particuliers, et que la condition du passage réside, au moins en partie, dans la *durée* d'action d'une influence externe ou dans l'*intensité* de cette action. Durée et intensité aboutissent au même résultat, l'une lentement, l'autre plus rapidement, chacune d'elles étant d'ailleurs relative à l'incidence et à l'organisme.

*
* *

Le rôle de l'organisme ainsi placé en complète évidence, aussi bien que les conséquences qui résultent pour lui de ses interactions avec le milieu, une question reste à élucider. De nombreux auteurs s'expriment comme si le milieu, compris dans son sens le plus large, renfermait des composants de deux ordres, dont les uns seraient des facteurs de *variation*, tandis que les autres seraient des facteurs de *sélection ;* ceux-ci interviendraient pour choisir entre toutes les variations produites, éliminant les unes et déterminant la persistance des autres. Le système entier de Darwin a pour fondement la sélection portant sur des variations d'origine inconnue ; il ne saurait être question d'en entreprendre ici une critique déjà faite si souvent, que l'on trouvera tout particulièrement pénétrante et lumineuse dans divers ouvrages de Le Dantec[1].

1. Voir, en particulier, *L'évolution individuelle et l'hérédité*, Paris, F. Alcan, 1902.

Je ne puis cependant passer sous silence les données de l'expérience sur ce sujet. Examinée sous cet angle, la sélection paraît bien être, non pas l'effet de facteurs spéciaux, mais la conséquence pure et simple du libre jeu des interactions de l'organisme et des autres composants du milieu. Dans l'exemple déjà cité d'une ponte issue d'une même femelle, fécondée par le même mâle et placée dans les mêmes conditions d'incubations, que constatons-nous ? Entre les divers individus, des différences plus ou moins sensibles qui témoignent de manières d'être dissemblables vis-à-vis d'actions de même ordre. De ces individus, les uns aboutissent à un système d'échanges compatible avec la vie, et par suite, à une adaptation, les autres aboutissent à un système qui dure un temps variable et se termine plus ou moins rapidement par la mort. Ces derniers sont donc éliminés, les adaptés seuls demeurent : la sélection s'est dûment opérée, sans qu'il soit intervenu d'autres facteurs que ceux-là même qui ont déterminé les variations diverses. Mais, en raison des interactions auxquelles a précédemment pris part chaque œuf en particulier, en raison aussi des causes anciennes représentées par la constitution physico-chimique, certains ont persisté, d'autres sont morts plus tôt ou plus tard.

Il en est ainsi d'une façon générale ; la sélection n'est en dernière analyse qu'un résultat, le résultat de l'intervention de facteurs incidents, qui ont pour effet immédiat de modifier les interactions et peuvent conduire à une adaptation. Cela paraît d'une évidence telle que l'exprimer revient presque à exprimer un truisme. Il est également évident que, sur un organisme ayant

varié, peut intervenir une nouvelle influence, d'où résultera soit la disparition, soit la persistance de la variation primitive et de l'aspect correspondant. Si elle disparaît, cela signifie que l'organisme a subi une nouvelle variation; si elle persiste, cela signifie non pas que l'incidence nouvelle a mis à part, choisi la variation, mais bien qu'à l'incidence nouvelle correspond un système d'échanges qui se traduit par un aspect semblable au précédent.

Nous considérerons donc constamment les facteurs externes comme facteurs de variations; nous saurons que, si pour un observateur superficiel un choix semble s'opérer, en fait il ne s'opère pas. L'analyse précise conduit toujours à reconnaître simplement la possibilité ou l'impossibilité pour un organisme d'acquérir un système d'échanges compatible avec la vie dans les conditions données.

*
* *

Une dernière question, enfin : quel est le mode d'action des facteurs incidents ?

De tout ce qui précède, il ressort assez clairement, je l'espère, qu'il s'agit exclusivement d'une série d'interactions physico-chimiques, de modifications qualitatives ou quantitatives de la substance vivante sous l'influence des échanges s'effectuant entre elle et le milieu. Aucun doute ne saurait subsister sur ce point. Par suite, le mode d'action des facteurs externes doit aboutir toujours, finalement, à une interaction d'ordre physico-chimique, sans laquelle il ne peut se produire aucune modification de l'organisme.

Cependant, à vue superficielle, certains facteurs paraissent déterminer uniquement une action *physique* ou *mécanique*. Même, on a pu proposer de répartir les actions externes en trois groupes : chimique, physique, mécanique. Ces trois modes d'action existent évidemment, mais ils n'influent véritablement sur l'organisme que dans la mesure où ils provoquent une modification des échanges, c'est-à-dire une modification physico-chimique : la suite de cette étude expérimentale montrera, je pense, surabondamment l'exactitude de ce point de vue, qui paraît évident par lui-même. Néanmoins, l'étude expérimentale des facteurs en particulier ne se borne pas à ce point de vue ; elle doit surtout nous renseigner sur le bien-fondé de notre hypothèse générale en se rapprochant, autant que possible, des conditions de milieu dans lesquelles les organismes peuvent se trouver ou se sont trouvés spontanément placés. J'en ai dit suffisamment jusqu'ici, pour qu'il soit bien entendu que les conditions passées ne se réalisent jamais une seconde fois et qu'en matière de Biologie le terme identité n'a pas encore de sens.



CHAPITRE IV

ACTIONS MÉCANIQUES DU MILIEU

Si, par le titre de ce chapitre, je parais vouloir maintenir la séparation entre les actions mécaniques et l'ensemble des autres, ce n'est point que, contrairement à ce qui précède, j'admette qu'il y ait lieu de considérer leurs effets comme spéciaux ; seulement, par suite de la nature des agents qui interviennent, il semble que les effets produits ne présentent pas tous la même valeur évolutive. Un certain nombre se réduisent à un changement très superficiel et de courte durée avec des degrés très divers. Or, suivant toute apparence, une variation évolutive ne saurait exister en dehors d'une modification plus ou moins importante du système des échanges. Par là même, nous verrons quelle part il semble que l'on puisse accorder aux facteurs mécaniques dans l'évolution générale.

1. — Les obstacles matériels : Déformations et variations évolutives.

Les actions mécaniques entrent spontanément en jeu dans la nature, soit d'une façon intermittente, soit d'une façon permanente. Sans parler des vibrations constantes qui résultent des mouvements de la croûte terrestre et qui influent évi-

demment sur les êtres vivants, ceux-ci subissent des actions vibratoires variées, résultant par exemple des orages, du mouvement des vagues, des chocs, etc. A ces actions il convient d'ajouter celles que déterminent les obstacles matériels agissant par compression ou par traction.

Pendant fort longtemps, à la suite d'Et. Geoffroy Saint-Hilaire, c'est aux actions mécaniques, — tout au moins à certains agents mécaniques — que l'on attribua le rôle prédominant dans la morphogenèse des animaux et plus spécialement des Vertébrés supérieurs, les seuls que l'on connût un peu. Certains embryologistes contemporains ne sont même pas éloignés de considérer la traction et la compression comme les seuls facteurs possibles de variation : ainsi se réduirait la liste considérable des composants du milieu pressentie par J.-B. Lamarck. On admet encore, par exemple, que la formation des circonvolutions cérébrales et des diverses courbures du système nerveux dépend de l'obstacle opposé par le squelette au développement de l'axe cérébro-spinal. Diverses variations héréditaires ou purement individuelles dériveraient d'une gêne plus ou moins considérable opposée par un obstacle matériel appartenant à l'organisme ou situé en dehors de lui.

Les variations paraissant s'établir, chez les Vertébrés supérieurs, au cours de la vie embryonnaire, il fallait trouver un agent quelconque capable de les déterminer, par traction ou compression. L'observation de certains fœtus humains, chez lesquels le placenta accolé au crâne semblait avoir empêché la formation de la tête, servit de base à la théorie tout entière. Chez les animaux dépour-

vus de placenta (Oiseaux, Reptiles), mais possédant une enveloppe amniotique, à cette dernière la théorie attribua le pouvoir d'agir par soudure ou compression. Et Geoffroy Saint-Hilaire ne doutait pas que sa théorie ne fût générale.

L'état des connaissances embryologiques au début du XIXe siècle légitimait ce point de vue. Il présentait même cette supériorité de reconnaître aux variations survenues chez l'embryon une cause externe: Et. Geoffroy Saint-Hilaire se rangeait parmi les épigénistes. A l'heure actuelle, le point de vue ne résiste pas à l'examen pour quiconque possède des notions suffisantes de l'embryologie des divers groupes d'animaux et de plantes ; il semblerait même que l'on dût ne plus voir en lui qu'un souvenir historique. Or, il trouve encore un certain nombre de partisans. Examinons-le donc.

Ce qui frappe dès l'abord, c'est le caractère exclusif de la théorie, puisqu'elle ne s'applique qu'à un tout petit nombre d'animaux : les Mammifères, les Oiseaux et les Reptiles. Elle pourrait, à la rigueur, s'appliquer aux Insectes, mais tous les autres animaux se placent en dehors d'elle et, pour eux, une autre théorie devient nécessaire puisque, eux aussi, varient. Non seulement ils varient, mais ils varient d'une façon tout à fait comparable aux Vertébrés supérieurs, sans que l'on puisse trouver chez eux l'équivalent du placenta ou de l'amnios.

Cette similitude dans la variation, particulièrement nette, si l'on compare, par exemple, les Batraciens et les Poissons aux Vertébrés supérieurs, conduit à se demander comment un obstacle matériel indispensable d'une part, devien-

drait inutile d'autre part. De là à conclure que l'obstacle matériel n'intervient en aucun cas, il n'y a qu'un pas.

La conclusion s'impose, dès que l'on examine les faits eux-mêmes. Il se produit parfois des adhérences du placenta ou de l'amnios à l'embryon, mais l'analyse revèle deux points essentiels : l'adhérence est fort souvent consécutive à une maladie inflammatoire de l'embryon qui se propage au placenta ; l'inflammation détermine l'accolement. Il ne s'agit donc, en aucune manière, de variation évolutive, mais de maladie, maladie au cours de laquelle l'adhérence placentaire n'a qu'une très mince importance, celle d'un épisode accessoire et contingent, ainsi que je l'ai montré [1]. L'adhérence entre l'amnios et l'embryon présente le même caractère ; mais elle peut résulter aussi d'un frottement suivi d'inflammation. Là, encore, l'inflammation, loin de provoquer un changement quelconque dans le développement des parties, détermine des destructions, localisées ou non[2]. En conséquence, les faits même sur lesquels s'appuie la théorie réclament une interprétation tout autre : l'ordre réel de succession des phénomènes auxquels répondent ces faits est exactement l'inverse de l'ordre supposé ; l'adhérence n'est jamais primitive ; de plus, les dispositions morphologiques observées n'ont pas la valeur d'une variation évolutive, mais bien celle d'une destruction.

Que penser alors des actions de simple traction ou de compression pure indépendantes de toute

1. *Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière*, 1905.

2. *Journal de l'Anat. et de la Phys.*, 1902-03

réaction morbide de l'organisme ? Les agents matériels capables d'engendrer de telles actions se rencontrent sans difficulté : chez les Vertébrés, l'amnios lui-même produit parfois des brides qui traversent la cavité amniotique en s'accrochant à telle ou telle ébauche d'organe. Elles s'accrochent, en particulier, ainsi que cela a été observé, aux bourgeons pairs et symétriques (ébauche des lèvres supérieures, par exemple.) Dans ces conditions les brides dévient les bourgeons, les détournent de leur direction normale, s'opposant ainsi à leur soudure. Mais de ce que la rencontre et la soudure n'ont pas lieu, s'ensuit-il que le processus même, dans son essence, ait subi la moindre modification ? Si, *morphologiquement*, les bourgeons déviés chevauchent au lieu de se rencontrer, la croissance de ces bourgeons ne s'est point arrêtée ni même ralentie, rien ne semble avoir varié dans les échanges ; il ne s'agit que d'un phénomène tout à fait superficiel : la traction ou la striction n'ont déterminé aucune variation évolutive, elles ont simplement provoqué une *déformation* secondaire, strictement locale.

Des faits exactement comparables se rencontrent, quand on passe de la traction à la compression. La croissance de l'amnios s'arrête parfois et oppose à l'embryon dont le volume s'accroît un obstacle plus ou moins irréductible. Mais alors, qu'observe-t-on ? un arrêt de croissance ou de développement ? Si l'un ou l'autre de ces deux processus se produisait, on inférerait à bon droit que, sous l'action compressive, les tissus embryonnaires ont cessé de se multiplier, que leur multiplication s'est tout au moins ralentie ; l'atteinte portée aux échanges géné-

raux ne laisserait prise à aucun doute. Or, ni la croissance, ni l'ensemble du développement ne montrent la trace sensible d'une modification quelconque apportée aux échanges; les éléments des tissus se multiplient, témoignant ainsi d'une nutrition excellente. Mais, à mesure qu'ils se multiplient, l'espace amniotique dans lequel ils se trouvent devient de plus en plus insuffisant ; bientôt, l'expansion normale est arrêtée et les ébauches qui s'accroissent sans cesse se plient, se replient, se tassent, subissant une déformation superficielle dont le caractère apparent réside dans le désordre, le chaos des contours, la situation paradoxale des parties, une asymétrie complète. Le résultat est exactement le même quel que soit l'obstacle opposé à l'expansion de l'embryon ; les expériences que j'ai instituées à cet égard, avec des œufs d'oiseaux, ne permettent aucune incertitude : en aucun cas on n'obtient de variation évolutive proprement dite [1].

Le phénomène est tout à fait général : qu'il s'agisse de Vertébrés ou d'Invertébrés, la compression aboutit constamment à des résultats comparables. Sur les rochers littoraux, par exemple, se fixent en abondance de nombreuses larves d'un Crustacé cirripède, les Balanes. Au moment où elles se fixent, ces larves, extrêmement petites, mesurent à peine quelques dixièmes de millimètre : souvent, leur nombre est tel qu'elles recouvrent complètement la surface d'un rocher. Ces larves se métamorphosent et grandissent ; bientôt elles se gênent et se compriment mutuellement ; plusieurs d'entre elles,

1. *Arch. f. Entw. mech.*, 1908.

sans doute, disparaissent écrasées, mais cela même ne suffit pas encore : la croissance continuant, la compression réciproque augmente, les Balanes se déforment, perdent leurs contours primitivement réguliers, et leurs proportions relatives ; arrêtées par le rocher à leur base, par leurs congénères sur le pourtour, libres vers le haut elles s'allongent démesurément en un tube très différent de la coquille tronconique habituelle ; le calibre de ce tube est réduit par rapport à la Balane qui se développe sans entraves, tube irrégulièrement calibré et dont l'axe présente des torsions, variées suivant les individus : la déformation superficielle est ainsi saisie sur le fait.

Divers autres processus spontanés appartiennent à la même catégorie. Les courants d'eau agissant sur les plantes ou sur les animaux fixés dirigent en quelque sorte la croissance des tissus dans un certain sens, donnant à l'organisme une forme d'emprunt. Les colonies de Tuniciers soumises à l'action des courants marins, parfois les coquilles de Mollusques d'eau douce paraissent comme entraînées et s'allongent à partir de leur point fixe en suivant la direction du courant. Les Algues elles-mêmes s'accroissent en longueur sous l'influence de l'agitation de l'eau, ainsi que nous aurons l'occasion de le montrer expérimentalement tout à l'heure. Quant aux plantes terrestres, elles sont parfois exposées, sur les hauts plateaux aussi bien que sur le littoral, à un régime de vents constants et violents qui entraîne chez elles une déformation : elles cèdent et se courbent, la courbure traduisant l'effet mécanique, car le même agent provoque encore chez

ces plantes une évaporation considérable, d'où résulte un nanisme plus ou moins accusé. De toutes façons, nous ne pouvons voir là que des déformations : la croissance n'a été modifiée ni en quantité ni en qualité, les tissus ont simplement subi un modelage très superficiel, qui ne change rien à la constitution physico-chimique des êtres considérés.

Ce phénomène de déformation, de tassement, ne joue évidemment aucun rôle dans la morphogenèse au point de vue de l'évolution. Il est à peine besoin de faire remarquer qu'une modification aussi superficielle ne renferme en soi aucune des conditions nécessaires pour persister d'une génération à l'autre. L'apparence extérieure ne peut devenir héréditaire que dans la mesure où elle exprime un mode particulier de constitution de la substance vivante ; et si l'on conçoit que la morphologie dérive d'un état physico-chimique, l'inverse ne paraît pas concevable ; même, les sections de tissus, les amputations retentissent généralement trop peu sur la nutrition générale pour déterminer un changement profond et durable. Les mutilations exercent plus fréquemment une action chez les plantes, parce que, en raison de l'organisation végétale, la circulation de la sève éprouve une perturbation à la suite de laquelle se trouve modifié le milieu où vivent les tissus en voie de croissance. Mais alors, la mutilation intervient à titre d'agent modificateur des échanges, ainsi que nous le verrons.

Cependant, le fait du tassement mécanique, de l'*accommodation* d'une ébauche dans son enveloppe trop étroite, peut devenir un processus

normal dans certains cas et spécialement chez les Insectes. Les adultes de ces animaux possèdent généralement une ou deux paires d'ailes, tandis que les larves en sont dépourvues ; chez ces dernières, toutefois, il existe un moignon assez court. A cause de la chitine, substance inextensible, qui les revêt, la croissance de ces animaux s'effectue constamment dans une gaine trop étroite, les tissus se multiplient, mais se tassent, jusqu'au moment où l'enveloppe de chitine éclate sous l'effort d'une croissance continue. Sortie de sa gangue, la larve s'étale, elle a mué. Le même phénomène se reproduit un certain nombre de fois. De la dernière mue se dégage l'Insecte parfait ; à ce moment, les moignons d'ailes larvaires laissent à découvert les ailes proprement dites, sous forme d'un paquet plié et replié, froissé, sans ordre apparent ; peu à peu, ces ailes chiffonnées se distendent, les plis s'effacent et la membrane s'étale : elle s'était entièrement développée dans une enveloppe rigide. Le processus, qui est ici normal, se superpose exactement au processus accidentel ou provoqué expérimentalement sur d'autres animaux ; la compression, quel qu'en soit l'agent, n'arrête pas la multiplication des tissus. Mais le processus héréditaire ne réside pas dans le tassement ou le plissement d'une ébauche ; il réside essentiellement dans la constitution de l'enveloppe externe envahie par la chitine et se durcissant rapidement à l'air. Il n'existe pas d'exemple authentique, où une violence extérieure dont l'action reste ainsi superficielle ait produit un arrêt de croissance. Le rôle de ces actions dans la morphogenèse doit être tenu pour

nul, quel que soit l'animal ou l'organe considéré ; ni les circonvolutions cérébrales, ni les courbures de l'axe cérébro-spinal chez les Vertébrés, ni bien d'autres processus embryologiques ne dérivent d'actions de cet ordre : l'explication en est évidemment moins simpliste.

Dans un ordre d'idées très voisin, on a mis en cause, non plus la traction ou la compression, mais le frottement comme facteur déterminant la formation des ébauches. On sait, par exemple, que, chez les Vertébrés, la rétine et le cristallin naissent indépendamment l'un de l'autre, la première aux dépens du cerveau, le second aux dépens de la peau, les deux ébauches naissent cependant presque toujours vis-à-vis. Hans Spemann [1] a prétendu que le cristallin se différenciait et bourgeonnait comme conséquence du frottement de la rétine contre la face profonde de la peau embryonnaire. Spemann soutient son assertion au moyen d'expériences diverses, paraissant montrer que l'éloignement ou la réduction atrophique de la rétine entraîne la disparition du cristallin. Ces expériences sont évidemment entachées d'une cause d'erreur, car, répétées par d'autres biologistes, elles n'ont pas donné des résultats comparables. Moi-même, j'ai pu constater que, s'il existe une incontestable relation entre l'apparition du cristallin et celle de la rétine, cette relation ne ressortit au frottement à aucun degré. Souvent, par exemple, le cristallin se différencie, alors que la rétine est fort éloignée de l'épiderme ; les deux ébauches

1. *Zoologischer Anzeiger*, 1905.

ne coïncident pas nécessairement. Suivant toute apparence, le frottement ne détermine pas plus la différenciation des tissus que la compression ne modifie leur croissance ; il ne suffit évidemment pas de gratter pour provoquer l'apparition d'un organe ancien ou nouveau.

2. — Vibrations mécaniques et variations évolutives.

Si l'impuissance des obstacles matériels comme facteurs de variation apparaît incontestable, s'ensuit-il que les actions mécaniques en général soient dépourvues de tout rôle dans l'évolution ? Le milieu ne renfermerait-il pas quelques composants, mécaniques en apparence, mais capables d'intéresser la constitution intime des êtres vivants ? Que nous apprend l'expérience à cet égard ?

On connaît, effectivement, des phénomènes de *mécano-morphose*.

Nous avons déjà vu que la forme imprimée à un blastomère, soit par le blastomère voisin, soit par la surcharge vitelline influait sur le résultat immédiat de la segmentation. Mais nous avons vu également que le résultat final ne change pas, si les conditions du milieu demeurent constantes.

Des expériences à peine différentes montrent, en outre, que l'aspect extérieur affecté par les premiers stades embryonnaires ne paraît pas dépendre de la nature du protoplasme des embryons envisagés, mais bien du mode de répartition de la surcharge vitelline dans ce protoplasme. Si, au moyen d'un centrifugeur[1]

1. O. Hertwig, 1897.

on modifie la répartition du vitellus des œufs de grenouilles (*Rana esculenta*), de façon à l'accumuler en un bloc compact, la forme des premières phases embryonnaires devient semblable à celles des phases correspondantes d'un œuf d'oiseau ; mais le résultat final reste exactement le même ; c'est une modification purement temporaire due à une répartition et à un tassement différents du vitellus, sans que rien soit changé ni à ce vitellus, ni au protoplasme lui-même. On peut aller plus loin et dire que ces expériences de O. Hertwig mettent en évidence la non-intervention active de la pesanteur comme facteur morphogène.

D'autres phénomènes de mécano-morphose résultent, par exemple, du mouvement des vagues, des vibrations diverses que le choc des vagues, le tonnerre, etc. déterminent. Or, il semble, et l'expérience va nous le montrer, que l'agent mécanique, lorsqu'il met en jeu des actions vibratoires, intéresse directement la constitution même de la substance vivante en influant sur ses échanges.

Sur ce point, les expériences de Camille Dareste sont décisives [1]. Dareste avait remarqué que des œufs d'oiseau, mis en incubation aussitôt après un court voyage en chemin de fer (une heure environ), donnaient naissance à des individus ayant éprouvé diverses variations. Par contre, des œufs ayant voyagé dans les mêmes conditions, mais placés dans la couveuse après

1. *Recherches sur la production artificielle des Monstruosités*, 1891.

un repos de deux ou trois jours, se développaient normalement. Que signifiaient ces faits ? Supposant que les vibrations devaient être incriminées, Dareste plaça des œufs sur une table à secousses donnant environ 1620 coups par minute ; il secouait ses œufs pendant un laps de temps variable. La durée de l'action a son importance : une exposition de quelques secondes ne détermine qu'une modification temporaire des œufs, car un repos de deux ou trois jours suffit pour les remettre en état, ainsi qu'il en advenait après un court voyage en chemin de fer. Au contraire, une exposition plus longue sur la table à secousses entraîne des modifications définitives ; en dépit d'un repos prolongé ces œufs aboutissent constamment à un adulte monstrueux : les vibrations prolongées engendrent des variations morphologiques.

Que ces variations morphologiques dépendent d'un changement dans la substance même de l'œuf, on ne saurait le nier : les secousses portent sur une substance encore informe, elles durent au plus quelques minutes, elles ne jouent à aucun titre le rôle d'obstacle matériel, leur effet se manifeste alors qu'elles ont cessé depuis longtemps d'agir ; les variations provoquées résultent nécessairement d'une modification de la structure du protoplasme et, par conséquent, d'une modification dans les échanges.

Cependant, remarquons-le, aucun élément perceptible n'a été ajouté au milieu ni retranché de ce milieu ; les vibrations seules entrent en jeu. Diverses hypothèses se présentent pour essayer de rendre compte des causes immédiates du changement opéré dans la constitution de l'œuf.

Avant tout il faudrait savoir si le changement diffère suivant qu'il est temporaire ou définitif. Ne pourrait-on, dans la première éventualité, songer à une sorte d'émulsion des particules nombreuses, diverses et complexes dont l'ensemble forme le protoplasme ? Par le repos, l'émulsion, modification physique, disparaît, mais, tant qu'elle dure, elle entraîne une variation des échanges. Dans la seconde éventualité, ne peut-on pas se demander si les vibrations activent ou ralentissent les interactions intra-protoplasmiques, les échanges inter-moléculaires dont toute substance vivante est le siège ? S'il en était ainsi, ne s'ensuivrait-il pas une autre constitution, comme conséquence de la formation de substances nouvelles nécessitant des échanges nouveaux ?

De toute manière, les vibrations, source d'énergie sous ses diverses formes, intervenant dans certaines conditions d'intensité ou de durée, déterminent un changement incontestable et profond, elles deviennent par là l'origine de variations que signale l'aspect morphologique des êtres considérés.

Cette évidente constatation, à laquelle conduit l'expérience, permet de comprendre quelques faits d'observation. Giard faisait remarquer les différences de forme affectées par les Patelles sur la côte boulonnaise, suivant leur situation par rapport à la mer. Ces Mollusques gastéropodes se fixent sur les rochers de la côte, aussi bien sur le côté de ces rochers qui fait face à la vague que sur le côté opposé ; en outre, ils fréquentent les diverses zones, étendant leur habitat

assez loin de la côte. Ce sont néanmoins des animaux sédentaires ; suivant toute vraisemblance, ils élisent domicile sur un rocher déterminé et sur une partie de ce rocher. Or, la forme de la coquille diffère suivant l'habitat : au voisinage de la côte, la coquille des Patelles qui regardent la terre est haute, franchement conique, tandis que la coquille des Patelles qui regardent la mer est moins haute et présente une surface à pans coupés séparés par des arêtes. Enfin, la coquille des Patelles fixées à distance de la côte est nettement aplatie. Le rapport de ces différences de forme avec l'action des vagues s'établit immédiatement : la vague qui déferle tendant à les décoller de leur rocher, les Patelles résisteront d'autant mieux qu'elles offriront moins de prise : les unes, celles qui regardent la terre, sont protégées par le rocher lui-même ; les autres subissent directement le choc de la vague. Or, l'apparition d'arêtes sur la coquille pour celles qui ne subissent qu'un choc relatif, le surbaissement de la coquille pour celles qui sont constamment exposées à un choc violent, diminuent très sensiblement la force entraînante de l'eau. Dans chacun des cas, la forme de la coquille correspond donc franchement aux conditions du milieu ; cette forme est régulière, symétrique, en elle rien ne paraît indiquer le résultat d'une compression, d'une traction superficielle quelconque. Tout se passe, vraiment, comme si le Mollusque réagissait, non pas au choc proprement dit, mais aux vibrations consécutives à ce choc, de la réaction résultant une variation morphologique, au sens le plus exact du mot. Si la vague intervenait simplement à titre d'obstacle matériel, les Patelles

subiraient sans doute une déformation, telle qu'un allongement dans un sens déterminé, ou une torsion comparable aux aspects des colonies de Tuniciers ou des coquilles de Bivalves dont il était question dans le paragraphe précédent.

Le rôle des vibrations paraît indiscutable en l'espèce. Toutefois, il faudrait se garder de croire, en considérant les Patelles, que ces vibrations déterminent sur un animal donné une seule et unique variation. A ne voir que les individus adultes, fixés sur les rochers, l'harmonie est parfaite et l'on ne peut qu'admirer. Mais les faits manquent en réalité de cette admirable simplicité. Chez toutes les Patelles jeunes qui ont subi l'action des vagues, les interactions ne sont pas les mêmes et n'aboutissent pas pour toutes au même résultat morphologique. Celles-là seules ont persisté qui offraient aux vagues la moindre résistance ; celles-là seules se présentent à notre observation et nous oublions constamment le nombre de celles dont la disposition morphologique entraîne la disparition plus ou moins rapide. Nous perdons constamment de vue cette conséquence passive de l'action des facteurs externes, que l'on nomme sélection.

L'intérêt de cette observation de Giard — expérience naturelle, en quelque sorte — grandirait encore, si nous savions dans quelle mesure les diverses formes de Patelles sont héréditaires. Il ne serait certainement pas impossible de cultiver ces Mollusques et de résoudre la question.

Aucune donnée ne permet de la résoudre *a priori* par la négative, car d'autres expériences,

auxquelles nous arrivons, montrent que les transformations résultant de l'action des vibrations mécaniques se perpétuent, dans certains cas, d'une génération à l'autre. Ces expériences portent sur un certain nombre de Moisissures, telles que *Sterigmatocystis alba*, *S. Carbonaria*, *Mucor flavus*, *Rhizopus candidus* ; ébauchées par J. Ray en 1897[1], elles ont été reprises et très développées par Sartory[2] en 1908. Elles consistent essentiellement à soumettre ces organismes, pendant un temps variable, à l'action de secousses continues ; une culture témoin, placée dans les mêmes conditions de milieu nutritif, mais restant en repos, permet d'apprécier la valeur des modifications obtenues. Le milieu nutritif est liquide.

De ces modifications, les unes résultent exclusivement de l'agitation du milieu, ce sont des déformations mécaniques simples ; c'est ainsi que les ramifications de la Moisissure (mycélium) au lieu de s'étendre en rampant, se pelotonnent pour former des boules de volume variable. S'il existe dans le liquide un obstacle, tel qu'une planchette, on voit apparaître, au bout d'une quinzaine de jours, un panache de filaments solidement fixés au bois. Cette disposition rappelle assez bien la disposition filamenteuse des Algues, particulièrement des *Ectocarpus*, constamment soumises à l'agitation des vagues. Très vraisemblablement superficielle, cette disposition dépend exclusivement d'une sorte de modelage extérieur qui ne retentit pas nécessairement sur la substance même de l'organisme.

1. *Revue Gén. de Bot.*, 1897.

2. *Th. de la Fac. des Sc. de Paris*, 1908.

Très différentes et d'un intérêt tout autre sont les modifications nées sous l'influence des vibrations. D'une façon assez générale, les ramifications se ressèrent, la membrane des filaments mycéliens s'épaissit et les cloisons de ces filaments se multiplient dans une grande proportion ; puis, prennent naissance des appareils de fructifications, qui n'ont qu'un très lointain rapport avec les appareils normaux du Champignon considéré. Ces aspects morphologiques diffèrent essentiellement d'une simple déformation mécanique : le protoplasme lui-même varie dans sa structure, l'apparence extérieure n'est ici qu'accessoire. Ce qui le prouve, c'est que les propriétés biologiques de la Moisissure, — le *Mucor flavus*, pour préciser — changent à mesure que change la forme et qu'apparaissent les appareils fructifères nouveaux. Ce Champignon, dont le mycélium normalement très ramifié et dépourvu de cloisons vit sur les Agarics en décomposition, se cloisonne sous l'influence de vibrations, puis il se dissocie ; chaque segment — une pseudasque, appareil fructifère nouveau — donne naissance à des spores. Le milieu nutritif, précédemment incolore, se trouble, puis passe successivement au jaune sale, au vert, au vert noirâtre. Au fur et à mesure que les spores apparaissent, elles germent donnant naissance à une sorte de levure. Celle-ci consomme le saccharose sans le dédoubler, mais elle provoque la fermentation du glucose qui se décompose en alcool et acide carbonique.

Avec les divers Champignons mis en expérience, on obtient des résultats comparables plus ou moins nets. Quant aux variations morphologiques, subordonnées à des variations de la structure et

de l'activité du protoplasme, elles diffèrent naturellement d'un organisme à l'autre, puisque les interactions diffèrent pour un même milieu suivant l'organisme. Les appareils fructifères, la disposition du mycélium n'affectent pas pour tous les Champignons des aspects absolument analogues. On observe même, à cet égard, des différences très grandes pour des organismes considérés, *morphologiquement*, comme voisins. Là n'est pas l'intérêt pour le moment.

Ces expériences de Sartory nous conduisent tout droit aux questions les plus importantes que soulève le Transformisme. Relativement à l'intensité des interactions et à leur traduction morphologique suivant cette intensité nous observons que, pour un facteur déterminé intervenant dans des conditions analogues, les variations d'organismes semblables conservent une amplitude comparable, mais se constituent plus ou moins vite et vont plus ou moins loin en fonction de l'intensité. Morphologiquement, les intermédiaires entre les divers aspects sont d'autant mieux appréciables que les transformations sont plus lentes.

Ainsi, le *Mucor flavus* soumis à l'action de 15 à 20 secousses par minute ne montre un *début* de cloisonnement qu'entre le dixième et le quinzième jour, et ce cloisonnement n'est complet qu'entre le vingtième et le trentième jour. La transformation s'arrête là. Mais d'autres lignées de *Mucor flavus* secouées 60 fois par minute se cloisonnent dès le second jour, les segments sont abondants dès le troisième et, dès le surlendemain, les segments se dissocient; les pseudasques s'ouvrent au septième jour et le huitième les formes levures apparaissent. Enfin, soumises à une action

de 120 secousses à la minute, d'autres lignées de *Mucor flavus* sont cloisonnées dès le premier jour et dissociés dès le second; les formes levures sont ordinairement constituées le cinquième.

L'accélération apparaît évidente, sans que les variations morphologiques, considérées en soi, traduisent en aucune façon l'intensité du facteur agissant. A les voir se succéder, on ne peut douter un instant qu'entre elles existent, dans tous les cas, les mêmes intermédiaires physico-chimiques qui, suivant la vitesse des transformations, se manifestent ou non morphologiquement. Lorsque ces intermédiaires apparaissent, la continuité d'une forme à l'autre est indiscutable ; lorsqu'ils manquent, la discontinuité morphologique cache une continuité fondamentale. Nous revenons donc par ce détour à la question des variations brusques : ces expériences les montrent sous une forme particulièrement concrète.

Un autre point de vue, plus important encore, se rattache à ces expériences. Il ne suffit pas de produire des variations, de passer avec une rapidité plus ou moins grande d'une forme à une autre, il importe encore que ces formes se perpétuent dans la lignée. Si, portés dans un milieu ancestral, les êtres modifiés reprennent la forme ancestrale dès la première génération, on est en droit de craindre que les variations ne soient insuffisantes au point de vue évolutif; mais si, traité de la sorte, l'être fait souche de descendants semblables à lui et que dans la suite des générations la forme acquise persiste, la variation acquiert une valeur plus grande. Or, dans la limite de nos expériences, obtenons-nous des effets de cet ordre ? Sans aucun doute. Seulement

nous ne pouvons prétendre mettre en œuvre les facteurs externes eux-mêmes qui interviennent spontanément de telle sorte que la constatation de la constance au cours de plusieurs générations suffit légitimement à prouver que cette constance dépend des actions mises en œuvre. Considérons donc le *Mucor flavus :* modifié en *huit* jours par 120 secousses à la minute, il ne reprend une forme comparable à la forme initiale qu'au bout d'un mois au moins, et encore faut-il l'entourer de soins spéciaux, le soumettre en quelque sorte à une action nouvelle déterminant une variation nouvelle, quoique semblable à la forme initiale. A la quatrième génération le cloisonnement du mycélium persiste encore. C'est seulement à la cinquième génération, après une série de quatre repiquages, sur un milieu au repos, qu'on obtient l'apparition de mycéliums non cloisonnés et des appareils fructifères habituels. Même, dans cette réadaptation véritable à un milieu au repos, on voit apparaître un mycélium bourgeonnant, qui n'existait point dans le cycle du Champignon évoluant sous l'action des secousses et qui n'existe pas davantage dans le cycle normal du *Mucor flavus*. Cet aspect morphologique permet d'affirmer que le retour à la forme initiale n'est pas un retour vrai, qu'il reste une modification essentielle du protoplasme.

Notons que, semé une fois pour toutes sur un milieu au repos et livré à lui-même, le *Mucor flavus* transformé conserve son aspect acquis infiniment plus longtemps. On a donc le droit de dire que, pour cet organisme et dans les conditions de l'expérience, on obtient véritablement une variation durable, une variation évolutive, au sens

vrai du mot. Mais, remarque essentielle, cette variation est d'abord, elle est surtout une variation physico-chimique de la substance vivante que la disposition morphologique traduit d'une façon toujours fort incomplète. Nous devons avoir cette notion constamment présente à l'esprit et nous garder de voir dans l'apparence extérieure l'essence même des transformations. Si cette apparence, dans la mesure où elle existe, nous permet de soupçonner les phénomènes, nous devons nous efforcer en toutes circonstances de pousser plus profondément nos investigations.



CHAPITRE V

LES MODIFICATIONS CHIMIQUES DU MILIEU ; L'ANHYDROBIOSE

Les expériences précédemment examinées ont montré le rôle des actions vibratoires qui s'ajoutent, en certaines circonstances, au milieu habituel et déterminent des variations importantes des êtres vivants. Envisageons maintenant les effets produits, soit par l'apport d'une substance nouvelle pour un milieu donné et les organismes habitant à l'ordinaire ce milieu, soit par la suppression d'une substance habituelle du milieu.

En expérimentant dans cette direction, nous ne risquons pas de travailler à vide, c'est-à-dire d'obtenir des résultats que nous ne pourrions légitimement rapprocher d'aucun fait spontané. Car, expérimentales ou non, les interactions sont toutes de même ordre et nous conduisent aussi bien à l'étude du processus des variations.

Nous ne pouvons douter d'ailleurs, que les modifications chimiques du milieu aient été fréquentes dans le passé et qu'elles se présentent actuellement encore. Ce n'est pas, cependant, le problème initial de l'évolution que l'expérimentateur pourrait entreprendre de résoudre ; il le ferait dans des conditions singulièrement défavorables, car, s'il peut à la rigueur, modifier un milieu en

se rapprochant des conditions spontanées, il ne dispose que d'organismes différant sans doute beaucoup de ceux qui, dans le passé, ont subi des actions analogues.

Les modifications les plus précoces du milieu terrestre sont surtout d'ordre qualitatif. Si, comme il est permis de le supposer, la substance vivante existait avant la condensation des grandes masses d'eau à la surface du globe, cette substance a dû passer d'une atmosphère surchargée de vapeurs diverses dans un milieu aquatique plus ou moins salé, dont la salure a constamment changé par adjonction ou suppression, suivant les cas particuliers. D'une eau riche en sels, nombre d'organismes ont passé dans de l'eau douce, lorsque l'émersion des terres a provoqué l'apparition de rivières et de lacs.

Actuellement encore le phénomène continue ; de nombreux lacs salés, la mer Baltique presque isolée de la mer, se dessalent progressivement grâce à l'apport incessant d'eau douce. Le phénomène inverse se produit également ; d'une façon constante, divers êtres vivants passent de l'eau douce dans une eau salée, ou de celle-ci dans une eau de salure différente. En Algérie, en Hongrie, en Lorraine et en diverses autres régions, existent des mares salées, dont l'origine ne peut être l'isolement d'un bras de mer. Ces mares résultent de l'accumulation d'eau de source ou de pluie dans des cuvettes naturelles creusées dans des terrains très anciennement émergés et situés à très grande distance des côtes, dont le sol renferme du sel en abondance. Quelle que soit l'origine de ce sel, sa dissolution dans l'eau douce donne un milieu à composition chimique un peu différente

de l'eau de mer[1]; outre le chlorure de sodium, le sulfate de chaux domine au détriment de la magnésie, l'iode et le brome font défaut, tandis que l'alumine et l'oxyde de fer se rencontrent. Minuscules en apparence, ces détails ne sont probablement pas sans importance.

Dans les mares salées habitent des organismes dont les semblables se rencontrent à la fois dans la mer et dans l'eau douce, et d'autres dont on ne trouve aucun représentant dans la mer. L'éloignement de toute côte et d'autres raisons rendent difficile de croire que les premiers aient été transportés dans les mares par le vent, ainsi que l'a soutenu un auteur allemand[2].

On se trouve manifestement en présence d'animaux dulcicoles entraînés par les cours d'eau, par le ruissellement de la pluie. L'expérience suivante de Florentin paraît décisive : *Frontania marina* est un Protozoaire qui vit aussi bien dans la mer que dans les mares salées ; on connaît d'autre part *Frontania leucas* qui habite les eaux douces, mais diffère assez peu du premier : plus volumineux que lui, il est en outre chargé de chlorophylle. Or, si l'on plonge *F. leucas* dans de l'eau progressivement salée on obtient *F. marina*, en passant par tous les intermédiaires ; peu à peu la taille diminue et la chlorophylle disparaît. Il est assez rationnel de penser que *F. marina* dérive dans tous les cas de *F. leucas*.

Le peuplement des mares salées constitue, en quelque sorte, une expérience spontanée du plus

1. FLORENTIN. *Ann. des Sc. nat.*, 1899.

2. ENTZ en 1884 : *Mitth. Zool. Stat. zu Neapel.*

grand intérêt. Toutefois, si nous voulons serrer de près le problème au point de vue du transformisme, nous devons examiner diverses questions : le passage d'un milieu à l'autre détermine-t-il des variations morphologiques importantes ? tous les êtres, indistinctement, peuvent-ils passer d'une eau salée dans une eau douce et inversement, et sous quelles conditions ? Pour ceux qui changent de milieu, quelle action subissent-ils ; le sel dissous agit-il par sa nature ou d'une façon purement physique ?

1. — Morphogénèse.

Que le passage de l'eau douce à l'eau de mer ou de l'eau de mer à l'eau douce détermine des variations perceptibles, de nombreux faits expérimentaux l'attestent.

Outre l'expérience montrant, chez *Frontania leucas*, une variation très nette, on doit encore citer les essais de Gruber[1] sur un Héliozaire (*Actinophrys sol*), ceux de Balbiani[2], de Massart[3] sur des Paramécies, qui concordent pour montrer que sous l'influence de l'eau salée le protoplasme devient plus dense, plus granuleux. les vacuoles diminuent sensiblement de volume.

Mais les changements les plus intéressants s'effectuent, lorsque le passage d'un milieu à l'autre est effectué par des animaux d'une morphologie plus compliquée. Si l'on place dans de l'eau saumâtre un lot de *Tubifex rivulorum*,

1. *Biolog. Centralbl.*, 1889.
2. *Arch. d'anat. micr.*, 1898.
3. *Arch. de Biol.*, 1895.

petit Ver oligochète qui vit habituellement dans les mares d'eau douce[1], on observe dès la première génération, un foncement appréciable de la couleur, un léger rétrécissement de la paroi du corps, une réduction du nombre des soies capillaires (fig. 4). A la deuxième génération, les soies capillaires disparaissent, tandis que la paroi du corps semble se soulever par place pour former des mamelons que l'on pourrait considérer, à la rigueur, comme un passage du Ver oligochète au Ver polychète.

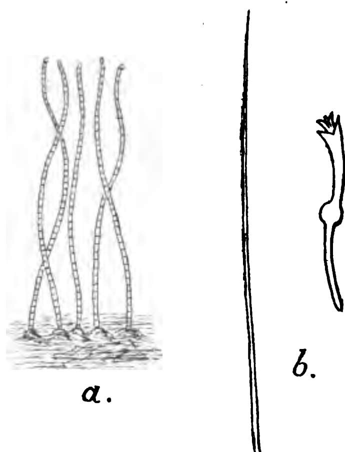


Fig. 4. — *Tubifex rivulorum.* *a*, cinq individus en place; *b*, soies.

Opérant sur un grand nombre de larves d'Oursins (*pluteus*), Vernon[2] observe des variations de taille, lorsqu'il ajoute de l'eau douce, même en petite proportion, à l'eau de mer. Pour $\frac{1}{40^e}$ d'eau douce, la taille croît de $\frac{1}{10^e}$; pour $\frac{1}{20^e}$ elle croît de $\frac{1}{7^e}$. On serait tenté d'attribuer ce changement à la différence de densité des liquides plutôt qu'à la diminution du sel, mais si le mélange renferme $\frac{1}{7^e}$ d'eau douce, les larves

1. Ferronnière, *Bull. de la soc. de sc. nat. de l'ouest de la France*, 1901.
2. *Science Progress.*, 1897.

diminuent de $\frac{1}{25^e}$, alors que la densité a varié dans le même sens. Les difficultés de l'analyse des facteurs agissant se montrent ici clairement. D'autres expériences permettront seules d'apporter quelque clarté ; retenons seulement que le passage d'une eau salée à une eau moins salée se traduit, pour les *plutei*, par une variation morphologique, très légère, mais non douteuse.

Les Crustacés fournissent matière à des recherches dont quelques-unes sont classiques. *Cyclops bicuspidatus*, Copépode très commun dans les eaux douces, possède des antennes antérieures à 17 articles. Dans les marais salants du Croisic, Richard (1891)[1] a rencontré des individus assez semblables, sauf que leurs antennes possèdent 14 articles. Schmankewitsch[2] avait déjà rencontré cette forme dans les lacs salés d'Odessa et l'avait désignée sous le nom de *Cyclops odessanus ;* en outre, Schmankewitsch montrait que *C. bicuspidatus* se transformait en *C. odessanus* en passant de l'eau douce à l'eau salée. Mais voici que dans les mares salées de Lorraine vit *C. biscupidatus* avec des antennes à 17 articles. Cela peut-il infirmer l'expérience de Schmankewitsch ? Certainement non ; cela signifie simplement que la transformation ne s'effectue que dans certaines conditions et que ces conditions ne sont pas constamment réalisées.

D'autres expériences de Schmankewitsch présentent un intérêt considérable, d'autant plus

1. D'après FERRONNIÈRE, *loc. cit.*

2. *Zeitsch. für wiss. Zool*, 1875.

qu'elles ont été plusieurs fois discutées et contrôlées. Voici les faits. Un Phyllopode, *Artemia salina*, habite normalement l'eau salée; Schmankewitsch l'a observé en particulier dans un lac salé à 3,8 p. 100, séparé par une digue d'un autre lac salé à 25 p. 100. Vers 1871, par suite de la rupture de la digue, les eaux peu concentrées du premier lac vinrent se mélanger à celles du second et le mélange donna une concentration moyenne de 8 p. 100. De nombreux individus d'*Artemia salina* furent entraînés dans le deuxième lac et s'y trouvèrent enfermés après réparation de la digue. Au bout d'un certain temps, la concentration du second lac étant redevenue très forte, l'on put constater que les *Artemia* différaient d'*A. salina* et se rapprochaient d'*A. Milhauseni*, plus petite, à branchies plus grandes, à abdomen sans lobes terminaux ni soies. Un contrôle expérimental parut montrer qu'*A. salina* sous l'action d'une eau sursalée se transforme en *A. Milhauseni* (fig. 5). La précision est peut-être trop grande, nous le verrons tout à l'heure, en examinant le phénomène inverse, passage d'*Artemia salina* à l'eau douce.

D'après Schmankewitsch, la diminution progressive de la salure entraîne chez les générations successives des modifications aboutissant à un accroissement de la taille et à l'apparition d'un neuvième segment abdominal : *Artemia* deviendrait *Branchipus spinosus*, *B. ferox*, *B. medius*, Phyllopodes déjà connus dans l'eau douce. En somme, une série de formes intermédiaires traduiraient l'établissement de nouveaux systèmes d'échanges entre l'organisme et différents milieux à salure de moins en moins forte; le fait mérite

d'être relevé chaque fois qu'il se rencontre. Le fait est-il contestable ? Considéré en tant que variation morphologique en relation avec une augmentation ou une diminution de la salure, per-

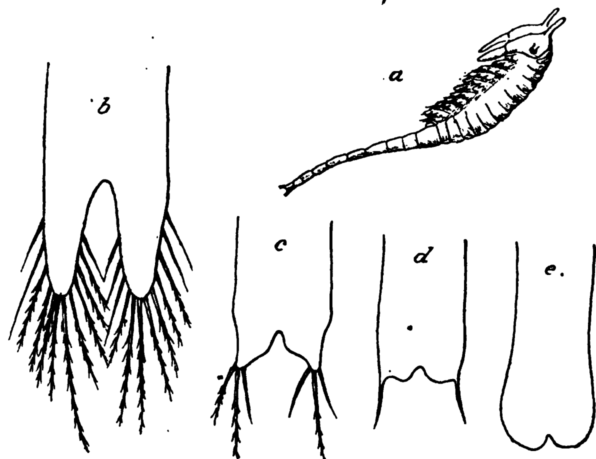


Fig. 5. — Les variations d'*Artemia salina*.

a, silhouette d'*A. salina; b, c, d, e*, diverses formes du passage de la forme d'*A. salina* à la forme *Milhauseni* (d'après Schmankewitsch).

sonne ne le nie ; mais certains auteurs refusent d'admettre la validité des « espèces » produites par Schmankewitsch. Bateson[1] affirme d'une part, que *A. Milhauseni* n'est pas une « espèce » véritable et d'autre part que les formes dérivées d'*A. salina* ne sont point identiques aux Branchipes d'eau douce ; ces formes dérivées ne mériteraient point d'être élevées à la « dignité d'espèce », suivant la locution consacrée. S'illusionner sur la valeur de cette discussion en raison du

1. *Materials for the study of Variation.*

renom de son introducteur marquerait un fâcheux état d'esprit. Espèces ou non, les formes obtenues par Schmankewitsch diffèrent de leur souche *Artemia salina.* Cela seul importe, et j'avoue préférer que ces formes ne méritent point d'être appelées *Branchipus ferox* ou autre. S'il en était ainsi, un doute persisterait dans mon esprit sur le bien-fondé de l'interprétation ; je craindrais que les soi-disant variations évolutives ne se réduisissent à un simple polymorphisme. Et que penser alors de l'évolution ? Or, il s'agit vraiment de variations évolutives, d'acquisition de formes nouvelles, et cette acquisition s'effectue normalement, car l'erreur dont on accuse Schmankewitsch ne se borne pas à des questions d'espèce ; il a cru que les divers individus mis en expérience réagissent tous de la même manière, et voici que deux auteurs, Samter et Heymons[1] affirment le contraire : suivant eux les modifications de salinité, peut-être liées à d'autres facteurs, amènent bien *Artemia salina* à varier, mais non dans une direction, vers un type déterminé ; la variation s'établit dans plusieurs sens, ce qui est infiniment plus concluant.

Oui, sans doute, Schmankewitsch a fait erreur, mais son expérience acquiert une valeur démonstrative d'autant plus grande que les rectifications se font plus précises. Au demeurant, Schmankewitsch n'a peut-être observé qu'une variation déterminée, la seule qui ait persisté parmi toutes celles qui se sont produites comme conséquence de la rupture d'équilibre et qui n'ont point abouti à un équilibre stable nouveau ; il aura regardé

1. *Abh. König. Akad. Berlin*, 1902.

les survivants après un assez long temps, sans s'inquiéter des cadavres.

Peu nous importe ; l'évidence de la variation évolutive suffit. Elle est aussi complète, si l'on expérimente sur des Vertébrés. Lorsque, par exemple, les Epinoches sont entraînées par les cours d'eau dans les mares salées, des modifications importantes se produisent. Une Epinoche d'eau douce *Gasterosteus aculeatus* a 5 centimètres de long, elle possède une sorte de cuirasse latérale formée par 5 plaques ; son dos est orné de trois petites épines; dans l'eau salée, le corps s'allonge (6 à 8 cent.), les plaques se multiplient et les épines deviennent plus fortes. L'Epinoche acquiert ainsi un facies marin, sans cependant devenir comparable à l'Epinoche marine actuelle qui est beaucoup plus longue, beaucoup plus cuirassée. On obtient des résultats analogues avec *Gasterosteus pungitius* d'eau douce, *Cottus scorpio* d'eau saumâtre et d'autres encore.

Ces faits précis établissent la réalité des variations morphologiques sous l'influence de modifications de salure du milieu aquatique. Ils suffisent pour l'instant. D'autres, de même ordre, permettront d'indiquer, grâce à une analyse plus poussée des phénomènes, quelles sont les conditions générales du changement de milieu et les facteurs véritablement agissants.

2. — Conditions générales du passage d'un milieu à un autre de salure différente.

Tout d'abord, une question se présente à l'esprit : un être quelconque, plante ou animal, supporte-t-il sans dommage le séjour dans l'eau

douce, s'il est marin, dans l'eau de mer, s'il habite les rivières ou les lacs ? Il s'en faut. Les expériences faites à ce point de vue par Gogorza [1] et d'autres auteurs montrent une susceptibilité variable suivant les animaux. Des groupes entiers, tels que les Poissons et les Crustacés souffrent relativement peu du changement, grâce à la constitution de la paroi du corps ; d'autres, au contraire, les Tuniciers, par exemple, ne supportent pas le changement.

A un point de vue différent, on a remarqué que les animaux littoraux résistent généralement assez bien à l'action de l'eau douce. Leur résistance ne provient pas, comme on semble le croire, de leur habitat ; s'ils vivent sur le littoral dans la région où se produisent précisément des modifications plus ou moins intenses de salure de l'eau, c'est que, aussi bien leur constitution physico-chimique que les nouvelles interactions ont permis de survivre à ces changements : tous ceux qui meurent à la suite de ces modifications de salure, n'entrent plus en ligne de compte.

Les animaux littoraux (littoraux, parce que résistants, et non, résistants, parce que littoraux), sont souvent entraînés, projetés en quelque sorte dans l'eau douce ou au contraire dans des mares relativement concentrées. Inversement, des animaux habitant des mares d'eau douce voisines de la mer sont parfois plongés dans l'eau salée. Le changement d'habitat est parfois assez brusque, parfois, au contraire, il est relativement lent.

Le passage lent paraît être le plus sûr ; il correspond d'ailleurs aux phénomènes spontanés

1. *Anal. de la Soc. Esp. de Hist. nat.*, 1891.

les plus fréquents : de la mer à la rivière, la dessalaison progressive permet aux adultes un va et vient, sans danger grave pour leur vie. Ne connaît-on pas des Poissons qui, périodiquement, se transportent de la mer dans les rivières ? Diverses expériences montrent que le passage brusque provoque le plus souvent la mort par soustraction ou addition osmotique d'une quantité considérable d'eau. Le passage n'est cependant pas impossible dans certaines conditions : Ferronnière, par exemple, plonge brusquement un Ver polychète adulte (*Nereis cultrifera*) dans l'eau douce : il se débat, puis s'engourdit ; replacé brusquement dans l'eau de mer, l'animal se réveille à demi et se débat ; si l'on ajoute alors, *mais lentement*, de l'eau douce, on assiste au retour progressif vers l'état de vie manifestée, l'animal s'acclimate ainsi par à coups. Cette expérience ne correspondrait-elle pas, dans une certaine mesure, à des phénomènes spontanés ? Les animaux, projetés par la tempête d'une eau dans une autre et réciproquement, ne subissent-ils pas des alternatives de ce genre ? Tous ne résistent évidemment pas, et Ferronnière constate précisément qu'après une tempête les mares salées renferment des Rotifères, des Turbellariés, des Oligochètes dulcicoles qui survivent, tandis que des Mollusques, de même origine, Physes ou Unios, ont régulièrement succombé.

Un passage graduel vaut mieux à tous égards ; seul il permet la survivance des adultes.

De ce que quelques-uns, parmi ces derniers, ne meurent pas immédiatement, il ne s'en suit pas qu'ils soient adaptés. Ainsi que nous l'avons vu, la survie des organismes soumis à l'action de

facteurs incidents n'est pas nécessairement subordonnée à l'établissement d'un système d'échanges en harmonie avec le nouveau milieu. Dans tous les cas, les adultes dont il s'agit ne subissent eux-mêmes aucun changement apparent. L'essentiel est qu'ils survivent un assez long temps et dans des conditions suffisantes pour assurer la reproduction. Les œufs donnent alors naissance à des individus, affectés ou non de variations morphologiques, mais dont le système d'échanges est plus compatible avec la vie. Ces œufs subissent l'action du nouveau milieu tout d'abord indirectement, par l'intermédiaire des progéniteurs, et directement une fois pondus. Des exemples précis dans ce sens sont anciennement connus ; outre ceux que je viens de citer, je rappellerai les deux suivants : par un passage graduel d'une durée de deux mois et demi, Plateau[1] put amener un certain nombre d'adultes d'*Asellus aquaticus*, Crustacé commun dans toutes nos eaux douces, à vivre dans l'eau saumâtre jusqu'au moment de la ponte ; de même, Paul Bert[2] conduisit des Daphnies, autre Crustacé d'eau douce, à supporter durant quarante-cinq jours une solution de sel à 1,5 p. 100, dans laquelle elles pondirent. Aselles et Daphnies adultes qui avaient subi le changement moururent, tandis que les œufs se développèrent et que les jeunes survécurent.

Il semble donc que l'on puisse considérer deux temps dans le phénomène d'adaptation : un transport plus ou moins brusque des adultes d'un

1. *Mém. Acad. roy. de Belgique.* 1871.
2. *C. R. Acad. Sc.*, 1871.

milieu dans l'autre, et la venue, dans le milieu nouveau, des jeunes issus de ces adultes. Tandis que ces derniers ont vécu le plus ordinairement d'une vie précaire, subissant sans aucun doute des variations physiologiques assez intenses, les jeunes acquièrent un système d'échanges compatible avec la vie dans le nouveau milieu, sinon dès la première génération, du moins aux suivantes. L'équilibre définitif, et parfois aussi les intermédiaires peuvent se traduire par des variations morphologiques.

Les susceptibilités[1] diverses à cause desquelles de nombreux êtres supportent très difficilement le transport de l'eau salée à l'eau douce expliquent en partie la pauvreté des formes de la faune d'eau douce relativement à celle de la faune marine. Les rivières et les lacs ne renferment aucun représentant d'individus comparables aux Géphyriens, aux Brachiopodes, aux Céphalopodes, aux groupes immenses des Tuniciers et des Echinodermes[2]. Les Bryozoaires, les Polychètes, les Némertiens y sont en petit nombre. Peut-être, par des transitions très ménagées, durant plusieurs générations, parviendrait-on à faire vivre en eau douce des représentants de ces divers groupes, mais ces transitions ménagées se réalisant peu souvent dans la nature, on s'explique leur absence passée et actuelle dans l'eau des lacs ou des rivières.

Remarquons, en outre, puisque l'occasion s'en présente, que les animaux dulcicoles paraissent avoir peu varié, une fois établie leur adaptation, de sorte que le déchet considérable qui marque

1. Il s'agit bien entendu d'état physico-chimique.

2. On a cité une Molgule et un Oursin d'eau saumâtre.

le passage de la mer à l'eau douce n'a pas été compensé par l'apparition de nombreuses formes nouvelles. Cela ne peut nullement surprendre, l'ensemble des eaux douces constituant un milieu infiniment peu divers relativement à l'ensemble des eaux salées : les taux si variés de la salure, le relief du fond déterminent des différences de pression, de lumière, de nourriture, etc., tout concourt à provoquer la variation des êtres dans des limites fort étendues.

Ajoutons que le peuplement des eaux douces actuelles remonte à une période géologique infiniment plus récente, relativement à celui des Océans, de telle sorte que les possibilités de variation ont été, pour ce motif, beaucoup moins considérables dans les premières que dans les seconds.

3. — Facteurs efficients dans les modifications qualitatives du milieu aquatique.

Quant aux variations morphologiques résultant du simple passage, expérimental ou naturel, d'une eau dans une autre, d'où proviennent-elles exactement ? Au premier abord, on serait tenté de croire que toute substance existant dans l'eau à un état quelconque intervient directement sur l'organisme, en tant que susceptible de produire une modification dans le système d'échanges. Cette idée si simple, et qui vient naturellement à l'esprit, soulève cependant des contradictions véhémentes: un sel, dit-on, n'aurait par lui-même aucune importance, son rôle se bornerait à soustraire de l'eau à l'organisme, et l'organisme reprendrait cette eau en l'absence du sel. Pareille à une

membrane semi-perméable, la couche superficielle du protoplasme des cellules composant un animal ou une plante laisserait passer l'eau, arrêtant absolument toute substance dissoute dans cette eau. E. Bataillon[1] s'est constitué le défenseur de ce point de vue ; pour lui, le développement individuel (ontogénèse), et, nous en concluons, le développement des lignées (phylogénèse), seraient étroitement subordonnés à ce facteur primordial.

Certes, l'eau joue incontestablement un rôle essentiel dans les phénomènes vitaux ; le protoplasme en renferme 70 p. 100 en moyenne et peut en renfermer davantage[2], combinée (eau de constitution), ou libre. Cette dernière partie de l'eau de la substance vivante agit comme dissolvant des sels ; elle facilite aussi le déplacement des molécules. Par suite, elle intervient dans les échanges, aussi bien dans les échanges avec l'extérieur que dans les interactions moléculaires. On ne saurait donc tenir pour négligeable la quantité d'eau libre contenue dans un organisme, et l'on s'explique que cet organisme supportera d'autant mieux un changement de milieu qu'il se déshydratera ou s'hydratera moins facilement. C'est ainsi que les animaux à peau nue succombent rapidement ; l'anguille, à cet égard, est un excellent objet d'expérience : recouverte de son mucus normal, elle passe indifféremment de l'eau salée dans l'eau douce et vice-versa ; dépourvue de son mucus, elle ne résiste pas. Le chitine qui

1. *Arch. f. Entw. mech.* 1901 (t. XI et XII).

2. 98 p. 100 chez les animaux transparents qui vivent à la surface de la mer (animaux pélagiques).

enveloppe les Arthropodes leur sert d'enduit protecteur, surtout chez les Arthropodes trachéates (Arachnides, Insectes) : l'Hydrophile vit impunément dans l'eau salée et l'on a rencontré *Notonecta glauca* en pleine mer. Le milieu salin n'a sur les adultes de cette catégorie qu'une action très limitée ; il est plus actif sur les Crustacés respirant par des branchies, car celles-ci se trouvent nécessairement en contact immédiat avec l'eau.

D'autres faits expérimentaux montrent l'importance de l'eau. Si l'on plonge des Infusoires d'eau douce (*Paramæcium aurelia*) dans une eau salée, ils s'aplatissent, leur protoplasme se vide de liquide ; la mort survient au bout de trente à quarante-cinq minutes[1] .Un phénomène exactement comparable s'observe chez les plantes. Rappellerais-je, enfin, l'expérience de Paul Bert desséchant des Grenouilles dont une seule patte plongeait dans des solutions de sels divers ? la mort survenait d'autant plus vite que le coefficient isotonique du sel dissous était plus fort (chlorure de sodium en l'espèce).

Giard avait exactement mesuré la portée de ces phénomènes. Sous le nom d'*anhydrobiose*[2], il groupait, outre des faits expérimentaux, nombre de faits spontanés. Rappelant les exemples anciennement connus de reviviscence chez les Tardigrades, les Rotifères, les Nématodes, etc., il montrait, d'une part, que la reviviscence est un phénomène plus général peut-être qu'on ne le croit ordinairement, et d'autre part que la déshy-

1. Balbiani. *Op. cit.*
2. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 1894.

dratation suivie de réhydratation constitue, en un sens, un excitant capable d'intéresser les processus même du développement embryonnaire : les œufs de divers Crustacés, *Apus*, *Daphnia*, *Branchipus*, pondus dans des mares qui se dessèchent en été, demeurent parfois des mois sans évoluer : ils évoluent néanmoins, *peut-être même évoluent-ils mieux*, quand ils sont à nouveau imprégnés d'eau ; — le desséchement prolonge l'état de nymphe chez divers Insectes, sans cependant nuire à leur évolution ultérieure. De l'anhydrobiose, Giard tirait encore d'autres conséquences qui nous occuperont dans le chapitre suivant.

Aucun doute ne subsiste donc : l'eau est un agent essentiel des échanges de la substance vivante avec l'extérieur. A-t-on le droit d'en conclure, comme le font certains auteurs, qu'elle est un agent exclusif, et que l'on doit tenir pour négligeables les substances diverses qui pourront être dissoutes dans l'eau ?

A l'appui de cette manière de voir, à priori trop absolue, Bataillon invoque les résultats de diverses expériences d'après lesquelles la vitesse de l'évolution embryonnaire serait proportionnelle à la pression, quelles que soient les substances utilisées (sucre, chlorure de sodium, chlorure de calcium, bromure de sodium, etc.). Dans certains cas, la segmentation de l'œuf se trouverait modifiée ; même, atteignant un certain degré, la pression déterminerait des anomalies sans aucun rapport morphologique avec le sel employé.

Bataillon considère également les développements non précédés de fécondation (parthénogénèse), comme dérivant de l'anhydrobiose. Il est bien évident que Lœb au début de ses belles

recherches, Giard après lui[1] et d'autres encore ont provoqué par simple dessèchement suivi de réhydratation le commencement de l'évolution embryonnaire ; mais ce n'est qu'un début, et nous connaissons aujourd'hui l'insuffisance de cette action pour mettre en branle un développement complet.

Au demeurant, ces faits ne diffèrent pas de tous ceux que nous venons d'examiner. S'ils mettent en relief l'importance de l'eau, ils ne démontrent pas l'indifférence des substances dissoutes. A quiconque est pénétré de la complexité véritablement effrayante des phénomènes vitaux, des généralisations à cette échelle laisseront nécessairement un doute. Les expériences dont il s'agit ne renferment-elles pas une cause d'erreur ? L'auteur n'opère-t-il pas avec des solutions très fortes dans lesquelles les objets font un trop court séjour ? N'arriverait-il pas que l'osmose soit simplement le premier temps, le phénomène initial suivi, à distance variable suivant les cas, d'une action directe des substances dissoutes ? A-t-on vraiment le droit de comparer la substance vivante à une membrane inerte ? Des expériences effectuées avec esprit critique conduisent, en effet, à envisager le phénomène sous un angle un peu moins étroit.

Voici, en premier lieu, les résultats obtenus par M[me] Rondeau-Luzeau[2] dans des expériences sensiblement comparables, quant au dispositif, à celles de Bataillon. Prenant pour matériel les

1. Lœb. *Dynamique des phénomènes de la vie*, édition française. 1907. Giard. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 1901.

2. *Th. de la Fac. des Sc. de Paris*, 1902.

œufs de Batraciens, Mme Rondeau-Luzeau les soumet à l'action de substances diverses en solutions exactement titrées (sucre, sel marin, sels de lithium, etc.), et conclut à l'intervention chimique non douteuse de ces substances. Le chlorure de sodium, par exemple, entraîne la mort pour une pression égale à 459, tandis que le lithium tue bien avant d'avoir atteint cette même pression ; des *traces* de lithium suffisent, d'ailleurs, pour déterminer des modifications morphologiques : l'action spécifique du sel paraît indubitable. D'une façon générale, au surplus, on ne constaterait aucun rapport entre la pression et la variation : les variations les plus grandes apparaissent dans les solutions de chlorure de potassium pour une pression osmotique de 216, tandis qu'il n'en survient aucune dans une solution de chlorure de sodium pour une pression de 275.

En concordance avec ces résultats viennent les expériences de Bohn et Drzewina[1] portant sur un matériel analogue. En divers essais, ces auteurs répartissent plusieurs lots d'œufs prêts d'éclore ou d'embryons éclos dans des solutions *faibles* et isotoniques de chlorure de sodium, de potassium et de calcium, ainsi que dans des mélanges isotoniques d'eau de mer. L'action de l'eau de mer favorise manifestement le développement ; elle active l'éclosion, d'une part ; elle accélère la croissance des embryons éclos en milieu normal, d'autre part. Cependant, les œufs précocement éclos cessent de se développer au bout de quatre ou cinq jours ; mais cela ne provient pas de la rapidité des processus. Ainsi que Wilson l'a fait

1. *Bull. Acad. de Cracovie*, 1906.

remarquer dès 1898, le sel détruit les réserves vitellines des Batraciens, de sorte qu'au moment où ils éclosent, encore incapables de se nourrir activement, les embryons ont presque complètement épuisé leurs réserves ; ils meurent, non sous l'influence directe de l'eau salée, mais par inanition.

La façon dont se comportent les embryons plongés dans l'eau salée une fois éclos montre bien, d'ailleurs, que la vie des larves se maintient dans des solutions à certains titres. Aussitôt après l'immersion, leur développement s'arrête ; mais il reprend peu à peu et, non seulement ces têtards deviennent bientôt comparables aux larves témoins, mais encore ne tardent pas à s'accroître plus rapidement qu'elles. Ces expériences imposent, semble-t-il, l'idée que l'action osmotique des sels se fait sentir au début de l'immersion, mais qu'après un temps variable leur action chimique entre en scène. Que les substances dont l'ensemble forme l'eau de mer favorisent le développement des larves de Batraciens par action spécifique et non par action physique, cela ressort, en effet, de ce que ni l'accélération, ni les modifications morphologiques ne sont proportionnelles à la concentration. Des huit solutions utilisées par Bohn et Drzewina, les deux moyennes accélèrent au maximum, sans déterminer de variation morphologique ; les deux plus faibles donnent des têtards viables, courts, ramassés, tandis que les deux plus fortes donnent des larves allongées, mais dont la vie dure peu. L'action morphogène correspond aux solutions les plus faibles, ce qui ne cadre nullement avec l'intervention pure et simple de l'osmose.

L'insuffisance de l'osmose s'accentue encore, si l'on compare à ces résultats obtenus avec l'eau de mer, les résultats obtenus avec des solutions artificielles. Pour des concentrations correspondantes, on note des effets différents jusqu'à l'opposition. Ainsi, tandis que la solution à 0,4 p. 100 de chlorure de sodium arrête complètement le développement des têtards, le mélange isotonique d'eau de mer réalise au contraire des conditions optima. Quant aux solutions isotoniques de chlorure de potassium, elles sont franchement toxiques, sauf à dose très faible (0,1 ou 0,2). Siedlecki avait précédemment remarqué[1] que les Épinoches succombent dans une solution de chlorure de potassium à 0,1 p. 100, tandis qu'elles vivent dans une solution de chlorure de sodium à 4 p. 100 qui développe une pression infiniment plus forte[2].

Le rôle chimique du sel ressort encore des recherches de Gogorza et de celles de Balbiani. Gogorza fait deux solutions isotoniques, l'une avec du sel marin pur, l'autre avec les divers sels que renferme l'eau de mer, le chlorure de sodium excepté. Ni l'une ni l'autre de ces solutions ne fournit aux animaux de bonnes conditions d'existence ; cependant, la solution de sel marin pur se montre infiniment plus favorable. On ne saurait, en la circonstance, incriminer la pression pour expliquer les réactions des animaux.

Quant à Balbiani, opérant sur des Protozoaires,

1. C. *R. l'Ac. Sc.*, 1903.

2. L'eau de mer renferme du chlorure de potassium, mais dans la proportion de 0gr,77 par litre ; or, des solutions isotoniques à des dilutions, même étendues, d'eau de mer en renferment jusqu'à 6gr,26.

il apporte à la discussion d'intéressants éléments. Des Paramécies, Infusoires d'eau douce, sont immergées dans une solution de sel marin à 0,30 p. 100. On observe presque aussitôt un début d'aplatissement avec condensation protoplasmique et dilatation des vacuoles (fig. 7), tous signes qui dénotent une osmose rapide. Quelques individus meurent, un quart environ, ce qui montre une fois de plus que les différents individus ne réagissent pas tous de la même manière aux incidences externes. Les survivants reprennent bientôt une certaine activité, leur forme redevient normale, sinon leurs échanges ; les vésicules pulsatiles demeurent plus petites et se contractent plus lentement qu'à l'ordinaire. La succession des phénomènes est ici vraisemblablement la suivante : immédiatement après l'immersion, le protoplasme cède de l'eau au milieu et l'Infusoire s'aplatit ; au bout d'un laps de temps variable, le sel pénètre dans le protoplasme et détermine un appel d'eau qui se traduit par la reprise d'une forme sensiblement normale. Mais cette forme *ne correspond plus au même animal*, puisque la teneur en sel du

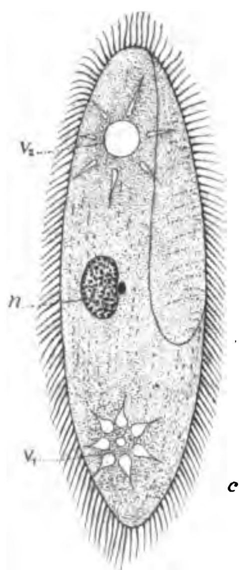


Fig. 6. — Paramécie. V_1. vésicule pulsatile contractée ; V_2, vésicule pulsatile au repos ; *c*, cils vibratiles ; *n*, noyau.

protoplasme s'est accrue[1]. L'Infusoire a varié et cette variation se manifeste, lorsqu'on le plonge dans une solution de bromure de potassium en même temps que des individus sortant de l'eau douce ; ceux-ci résistent infiniment moins à l'action du bromure.

La pénétration et l'intervention du sel, nettement marquées dans cette expérience, deviennent indiscutables chez les Infusoires, si l'on procède, avec Balbiani, à des essais de contrôle. On constate alors que des solutions de divers sels de potasse, isotoniques à 0,30 p. 100 de chlorure de sodium[2], ont une action beaucoup plus lente *malgré l'isotonie ;* en outre, il semble que la quantité de sel qui pénètre dans le protoplasme est relativement considérable, car, après la déshydratation du début, la reprise d'eau est telle que le protoplasme en est désorganisé. On observe encore d'autres différences sur lesquelles je n'insiste pas ; je signalerai, cependant, l'action des sels de lithium qui est particulièrement intéressante[3]: *l'action osmotique de ces sels est nulle,* mais ils altèrent les cuticules des Infusoires et les tuent[4].

1. On réalise avec les cellules végétales une expérience exactement semblable.

2.

KCl. . .	0,38 p. 100	NaCl. 0,30 p. 100.
KBr. . .	0,61 —	
KI. . . .	0,85 —	

3.

LiCl. . .	0,22 p. 100	NaCl. 0,30 p. 100.
LiBr. . .	0,45 —	
LiI . . .	0,69 —	

4. Le lithium n'est pas toxique pour tous les organismes ; les expériences classiques de Herbst sur les Oursins, celles de Gurwitsch sur les Batraciens, celles plus récentes de Stockard sur *Fundulus heteroclitus,* en sont un garant. Ces expériences, sauf celle de Stockard, n'ont pas directement trait à la question qui nous occupe et je n'y insiste pas pour ne pas allonger outre mesure une démonstration, cependant nécessaire.

Une démonstration du même genre ressort des essais tentés avec des animaux variés; sans vouloir multiplier outre mesure les faits montrant le passage des sels à travers les membranes protoplasmiques, je citerai cependant encore les observations de Frédéricq[1] sur les Crabes de Bretagne (*Carcinus mænas*). Le liquide organique de ces Crabes renferme normalement 3 p. 100 de sel ; ce taux diminue jusqu'à 1,56, si l'on place les animaux dans une eau diluée. La dessalaison implique nécessairement la traversée des membranes vivantes par les sels. Cette traversée, nous la saisissons en quelque sorte sur le fait. Nous la saisissons également dans l'expérience de Chabry et Pouchet sur les larves d'Oursins. On sait que ces animaux possèdent un squelette rigide constitué par des sels de chaux. Les œufs n'en renfermant aucune trace, cette chaux provient nécessairement du milieu ; on le prouve en supprimant simplement la chaux de l'eau de mer dans laquelle se développent les larves; les spicules calcaires n'apparaissent pas, ce qui modifie complètement la forme générale de ces animaux. Ces sels de chaux empruntés à l'extérieur acquièrent en pénétrant dans les animaux un rôle morphogène ; leur présence modifie le sens des interactions d'où résultent, chez l'Oursin, la formation d'appendices, et chez les Epinoches, que je signalais au début de ce chapitre, la formation d'une cuirasse calcaire, la même substance produisant des effets différents suivant les organismes.

Pour compléter la démonstration, dont on ne

1. *La lutte pour l'existence chez les animaux marins*. Paris, 1889.

niera pas le haut intérêt au point de vue général qui nous occupe, il reste à montrer que l'effet produit sur les animaux par une solution de plusieurs sels n'est pas égale à la somme algébrique des pressions que développe chaque sel ; lorsqu'ils se trouvent dans une solution complexe, ils exercent parfois une action qu'aucun d'eux n'exerce séparément. Plaçons, avec Lœb, dans une solution de chlorure de sodium isotonique à l'eau de mer, des œufs fécondés de *Fundulus heteroclitus*, Poisson qui vit indifféremment dans l'eau douce et dans l'eau de mer : les œufs se segmentent jusqu'au stade à 64 blastomères et meurent. Mais si on ajoute à la même solution une certaine quantité d'un autre sel, le développement s'effectue. Or, il est bien évident que l'adjonction, si faible soit-elle, augmente la pression osmotique. Ce n'est donc pas de la pression, du moins de la pression seule, que dépend, pour ces œufs, la possibilité de se développer.

Dans le domaine de la Botanique, nous relevons des faits du même ordre qui permettent de généraliser notre point de vue. Son importance nécessite l'examen de quelques-uns parmi les plus récemment publiés. Ils nous fourniront d'ailleurs, mieux que les faits expérimentaux dans l'ordre zoologique, le moyen d'analyser, avec une précision plus grande, le mode d'action spécial de telle ou telle substance, dans des conditions déterminées.

Je rappelle tout d'abord les expériences de Raulin, confirmées par Javillier, mettant en relief la nécessité pour la vie de certaines Moisissures, d'un milieu renfermant du zinc, ne fût-ce qu'à

l'état de traces. Des expériences du même genre, dues à Benecke[1], donnent des indications analogues pour le potassium et le magnésium : il suffit de cultiver *Aspergillus niger* dans un récipient de verre à la potasse, pour obtenir une végétation convenable. Solacolu[2] montre, de son côté, que la suppression du fer dans les terrains de culture diminue l'intensité respiratoire des plantes. Les recherches systématiques de Dassonville[3] fournissent des renseignements précis sur l'action spécifique et spéciale de divers sels : il fait germer des graines, d'une part dans l'eau distillée, d'autre part dans un milieu artificiel, mélange soigneusement dosé d'azotate de chaux, de phosphate et d'azotate de potasse, de sulfate de magnésie, dissous dans l'eau ; une troisième série de graines germe, en outre, sur une série de milieux renfermant soit tous ces sels sauf un, soit tous ces sels, dont un à dose plus élevée. Ainsi les différences observées pourront être à bon droit imputées au sel considéré.

Voici les résultats essentiels : les plantes vivent mal dans l'eau distillée, tandis qu'elles prospèrent sur le milieu composé de l'ensemble des sels, milieu complet grâce à l'adjonction du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène de l'atmosphère. L'examen des plantes vivant sur milieux modifiés pour un sel seulement montrent des différences suivant le sel mis en observation : le sulfate de magnésie apparaît comme indispensable pour la croissance ; son action

1. *Botan. Zeitung*, 1896.
2. *Th. de la Fac. des Sc. de Paris*, 1905.
3. *Revue Gén. de Bot.*, 1898.

porte plus directement sur les racines terminales ; le phosphate de potasse favorise le développement de la racine ; à forte dose, il provoque la lignification du cylindre central, empêchant ainsi la verse de l'avoine et du blé. La potasse et la soude se montrent antagonistes du précédent, elles diminuent la lignification du cylindre central et facilitent la verse. Il va sans dire que ces influences varient d'une façon plus ou moins nette suivant les plantes ; mais leur spécificité, dans des conditions déterminées, ne laisse prise à aucune incertitude.

Les magistrales expériences de Molliard[1] achèveront notre démonstration. Diverses plantes, en particulier le Radis (*Raphanus sativus*), sont soumises à l'action de substances capables de provoquer l'osmose ajoutées à une solution de Knop ; un lot témoin permet des comparaisons indispensables. Le sel marin, à la dose de 0,2 p. 100, se montre nettement nuisible et cette dose infime permet difficilement de croire que l'effet nocif résulte d'une action osmotique. Tout doute serait d'ailleurs levé avec les cultures sur milieu additionné de glucose. Dans un tel milieu, les plantes subissent des modifications diverses suivant la dose de glucose. Pour des milieux renfermant 2 p. 100 et 5 p. 100 de glucose, la croissance est activée relativement aux témoins et la forme des feuilles se transforme. Les bourgeons floraux sont plus hâtifs à 5 p. 100 qu'à 2 p. 100, mais ils avortent, tandis qu'ils s'épanouissent et sont *féconds* à 10 p. 100 ; à 10 p. 100 également, on obtient parfois des plantules tricotylées, carac-

1. *Revue Gén. de Bot.*, 1907.

tère que possèdent encore les embryons de la seconde génération venus en milieu normal. L'optimum diffère donc suivant le caractère considéré : 2 p. 100 pour la croissance, 10 p. 100 pour la reproduction, aussi bien que pour la formation d'amidon. L'expérimentateur ne constate aucun rapport constant entre les modifications et le titre des solutions sucrées ; en outre, la surproduction d'amidon indique clairement le passage du glucose à travers les parois cellulaires.

Une série d'expériences comparatives complètent ces indications : en solution isotonique, d'autres sucres se comportent tout différemment. Le lëvulose et le galactose paraissent agir très vraisemblablement par osmose ; à taux relativement faible ils nuisent à la plante ; la formation de chlorophylle, celle de l'amidon subissent un amoindrissement notable. D'autres substances, différentes à la fois des sucres et des sels, sont absorbées par les plantes, la peptone, par exemple, qui favorise la formation des sucres.

Voici donc un ensemble de faits concordants, qui tous conduisent à la même conclusion : le développement de l'individu, aussi bien que le développement de sa lignée ne dépendent ni exclusivement, ni partiellement d'un simple changement de la pression osmotique. Se trouvant en présence de corps surajoutés au milieu, l'organisme se ressent dès l'abord d'une différence de concentration, un courant d'eau s'établit dans le sens de la concentration la plus forte : l'anhydrobiose ne saurait être discutée. On songe d'autant moins à la discuter qu'elle détermine très certainement, lorsqu'elle persiste, des variations morphologiques incontestables. Ces variations se dis-

tinguent même assez bien — chez les plantes tout au moins — des variations reconnaissant une autre origine. Les végétaux germant sur glucose présentent un développement marqué du tissu palissadique, ainsi que l'observe Molliard. Ce même processus se reproduisant dans les cultures au sel marin et sous l'influence de la sécheresse simple, il paraît bien sous la dépendance d'une perte plus ou moins importante d'eau. Mais à l'anhydrobiose ne se réduit pas le phénomène ; plus tôt ou plus tard, suivant les êtres, un déplacement des substances contenues dans l'eau succède au déplacement de l'eau. Les ions des sels passent dans les membranes pour se répandre de là dans l'ensemble de l'organisme.

Ne pourrait-on pas dire cependant, en ce qui concerne le glucose, qu'il agit non par lui-même, mais en desséchant le protoplasme, en déterminant ainsi la formation d'amidon par polymérisation de sucres issus de l'assimilation chlorophylienne? Molliard répond à l'objection par une expérience élégante et décisive. Enfermées dans des tubes clos, des plantes sont soustraites aux échanges atmosphériques ; les unes vivent sur milieu normal, les autres sur milieu sucré. Les premières poussent mal et s'étiolent ; les secondes, au contraire, se développent parfaitement, l'amidon s'accumule dans leurs tissus ; une seule différence les sépare des plantes poussant à l'air libre : l'amidon s'accumule dans la tige et non dans l'axe hypocotylé. Différence vraiment contingente en la circonstance, car, quel que soit son siège, on ne peut contester que l'amidon ne provienne du glucose ajouté au milieu. Ce glucose ne sert pas seulement à l'accumulation des

réserves, mais, pénétrant dans l'intimité des tissus, il supplée aux échanges atmosphériques.

Ainsi, bien que s'effectuant avec lenteur relativement au mouvement de l'eau, le mouvement des substances qu'elle contient s'effectue nécessairement. Que la quantité de ces substances qui passe soit forte ou faible, l'organisme entre en interaction avec elles ; il en résulte des variations, morphologiques ou non, dont on peut affirmer, en certains cas, la persistance dans les générations successives.

Une différence fondamentale sépare le déplacement d'eau du déplacement des substances contenues. Le premier est, en quelque sorte, mécanique ; il s'effectue, quoi qu'il arrive ; le second, bien au contraire, est lié à l'organisme considéré. Tous les sels, toutes les substances ne traversent pas indifféremment les membranes protoplasmiques ; il semble bien, par exemple, que tous les sucres ne soient pas capables de passer dans le protoplasme de certaines plantes. D'autre part, une même substance ne produit pas des effets comparables chez des organismes différents.

Remarquons, une fois de plus, combien nous sommes loin du simplisme qui met sur le compte d'interactions purement physiques les phénomènes les plus complexes. Une trace d'un corps déterminé suffit pour atteindre, gravement parfois, la nutrition générale d'un organisme ; très net chez les plantes, le phénomène existe certainement aussi chez les animaux, et il nous incite à considérer le milieu, non par rapport à nous, ainsi qu'il est d'usage constant, mais par rapport à l'organisme intéressé.

La pénétration des substances dans l'intérieur du protoplasme entraîne à envisager l'anhydrobiose à un point de vue élargi. Dire qu'un organisme se déshydrate ne signifie pas nécessairement qu'il perde de l'eau ; la déshydratation peut aussi bien suivre une pénétration d'eau. Il suffit pour cela qu'une quantité considérable de sel ou de sucre s'accumule dans le protoplasme, sans que cette accumulation, pour une raison ou une autre, soit suivie d'un courant osmotique suffisant. Les effets d'une modification qualitative du milieu se présentent ici dans toute leur complexité. A cet égard, voici une expérience démonstrative : Demoussy[1] sème des grains de Colza dans un milieu contenant une solution titrée de potasse. Au début de la germination, les tissus de la plante renferment plus de sel que ne le comporte la quantité d'eau absorbée ; quinze jours après, le phénomène est renversé, le sel ne passe plus avec la même facilité.

La pénétration du sel est donc sans rapport nécessaire avec celle de l'eau; un organisme peut se trouver trop hydraté, quoique contenant une quantité considérable de sel ou, au contraire, se trouve déshydraté, quoique contenant beaucoup d'eau. Non seulement le protoplasme n'est pas une membrane inerte, mais encore son activité varie, pour un même individu, d'un moment à l'autre, sans qu'il soit toujours facile, ou même possible, de reconnaître les facteurs de ces variations.

1. C. *R. Acad. Sc.* (deux notes), 1894.

4. — Facteurs interférents.

Des effets de cet ordre sont encore soumis à diverses contingences dont il convient de tenir le plus grand compte. Non seulement le passage du sel, loin d'être un passage mécanique et passif, dépend étroitement de l'organisme qui change de milieu, mais encore les effets qu'il produit sur cet organisme sont liés à d'autres circonstances extérieures. Remarquons, tout d'abord, la différence de densité correspondant à une différence physico-chimique entre l'eau salée et l'eau douce; sans qu'il soit actuellement possible d'indiquer le sens de l'action exercée par ce facteur, nous sommes bien assurés que son action s'exerce. Le changement de salure ne détermine d'ailleurs pas seulement une modification de la densité. La rencontre de deux sels développe des actions électriques, dont nous ignorons profondément à l'heure actuelle l'action sur les êtres vivants ; les résultats expérimentaux encore peu nombreux ne paraissent pas susceptibles d'une interprétation satisfaisante. Au surplus, n'oublions pas qu'en dehors et à côté de ces actions électriques, les émanations radio-actives interviennent dans le complexe de facteurs pour une part dont nous ne soupçonnons pas l'importance véritable.

De plus, la plupart des expérimentateurs notent expressément l'influence de la température de l'eau au moment de l'expérience. Si l'on opère, par exemple à o°, avec les Batraciens, la pression osmotique faible laisse au sel tout le temps de passer ; en outre, le développement plus lent à cette température rend l'adaptation plus facile ; de

sorte que la température intervient généralement en fonction de la vitesse du développement, ce qui nous montre, par une autre voie, toute la difficulté de l'analyse.

Et ce n'est pas tout encore. Rien ne sert de transporter un être dans un milieu qualitativement différent, rien ne sert de l'y amener par gradation, s'il ne peut y vivre. Or, fréquemment, en changeant de milieu, l'être s'éloigne de ce qui constituait sa nourriture. C'est en vain qu'il résistera aux actions nouvelles, s'il doit mourir d'inanition. Le facteur alimentation restreint, pour sa part, les possibilités de passage de l'eau de mer à l'eau douce ou *vice versa*.

Quelles que soient d'ailleurs les restrictions à faire, ce passage a lieu. Son importance au point de vue de l'évolution générale n'est pas à discuter ; je me suis efforcé de mettre en valeur le mécanisme compliqué que met en branle ce passage et de montrer que la nutrition générale est intéressée.

5. — Traumatisme et variation.

Ces conclusions nous mettent en mesure de comprendre diverses expériences dont quelques-unes ont fait grand bruit au cours de ces dernières années : la production de variations évolutives chez les végétaux à la suite de mutilations diverses.

La première expérience qui ait véritablement attiré l'attention, sur laquelle Giard se complaisait à insister, est celle d'Edmond Bordage [1] con-

1. C. *R. de la Soc. de Biol.*, 1898.

firmée par Heckel[1] (1899) et J. Iorns[2] (1908). Edm. Bordage change le sexe du Papayer, à l'ordinaire plante unisexuée (dioïque), et d'une plante à fleurs mâles fait une plante à fleurs femelles; pour obtenir un tel résultat, il suffit de sectionner la partie terminale de la tige : cette partie régénère, tandis que la sexualité de la plante a subi une importante variation.

Les circonstances n'ont point permis à Bordage de se rendre compte si la variation ainsi provoquée se retrouvait chez les descendants immédiats de la plante mutilée. Ni Heckel ni Iorns ne semblent s'être préoccupés de la question. Retenons pour l'instant le fait même de la mutilation et la modification individuelle produite. Nul ne songera, parmi les biologistes, à mettre cette modification directement sur le compte de la mutilation. On a dit, il est vrai, que la mutilation déclanchait simplement un caractère préexistant, ce qui revient à prétendre qu'un sexe se dissimule soigneusement sous l'autre en attendant l'action du milieu. Mais nul biologiste averti ne saurait s'incliner devant le mystère de cette « explication » définitive. Ce qu'il faut voir dans la mutilation, et que Bordage, puis J. Laurent ont aperçu[3], c'est le trouble apporté à la nutrition générale de la plante. La sève se heurte au niveau du pincement à une sorte de barrage, les substances qu'elle renferme se répartissent autrement qu'elles ne se seraient

1. *Assoc. Fr. pour l'Av. des Sc.*, 1899.

2. *Science*, 1908.

3. Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du sexe (*Assoc. Fr. pour l'Av. des Sc.*, 1906).

réparties ; les cellules se trouvent baigner dans des milieux différents des milieux habituels. Par suite, en effet, de l'afflux de liquide, les concentrations changent, telle substance se dissout ou se précipite suivant son coefficient de solubilité, des combinaisons et des décompositions s'effectuent, les états colloïdaux se forment, se déforment, se modifient..., d'une façon générale la constitution physico-chimique de l'organisme, son système d'échanges n'est plus ce qu'il était. Les variations observées en sont la conséquence nécessaire. Toute autre manière de comprendre semble actuellement impossible.

L'intérêt de la question ne touche pas seulement au domaine de la théorie pure. Depuis Bordage, d'autres expérimentateurs ont mis en œuvre le procédé général du traumatisme ; je citerai, en particulier, Géneau de Lamarlière[1], qui obtenait la production de fascies. Plus récemment Blaringhem[2], désireux d'améliorer les céréales, a systématiquement employé le « froissement » pour déterminer des variations ; il a obtenu diverses modifications héréditaires, entre autres, un maïs précoce. Une remarque s'impose : le traumatisme agit d'autant mieux que la plante pousse dans un milieu riche en matériaux nutritifs, ce qui vient nettement à l'appui de la théorie de Laurent pour l'interprétation du phénomène. De toute façon, ces expériences, apportant la preuve que les variations nées dans ces circonstances peuvent être héréditaires, complètent heureusement l'expérience ini-

1. C. *R. Acad. Sc.*, 1899.
2. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 1907.

tiatrice de Bordage. Les unes et les autres fixent l'attention sur un point qui mérite d'être mis en pleine lumière : si l'on a pu écrire que certaines variations, les variations dites « brusques », — et telles sont celles qui résultent d'un traumatisme, — naissaient sans qu'on en puisse discerner la cause, c'est que, certainement on n'a point analysé les conditions du phénomène : le milieu, en effet, paraît ici demeurer constant; mais il importe de ne pas oublier que l'organisme ne pouvant être conçu indépendamment du milieu ni le milieu indépendamment de l'organisme, toute modification de l'un est nécessairement une modification de l'autre. Or, comme je l'ai indiqué, section, froissement apportent un trouble indéniable dans la circulation de la sève, et par suite dans les rapports des éléments anatomiques entre eux et avec les substances que la plante puise dans le sol. Ainsi s'élargit, en toute occasion, la notion de milieu.

6. — L'origine des animaux terrestres.

Je dois logiquement examiner dans ce chapitre la question du passage de la vie aquatique à la vie aérienne, qui constitue le plus grave changement qu'être vivant ait à subir. Pendant longtemps, la solution de ce problème a uniquement, ou presque uniquement reposé sur la connaissance des Dipneustes, animaux véritablement amphibies, puisqu'ils possèdent à la fois et *simultanément* poumons et branchies ; on les regarde, non sans raison, comme formant le passage entre les animaux strictement aquatiques et les Batraciens, dont chaque individu possède

successivement des branchies dans le jeune âge, où il mène une vie aquatique et des poumons dans l'âge adulte, où il mène une vie terrestre. Cependant, quel que soit le degré de vraisemblance d'une telle manière de voir, aussi séduisante que nous paraisse l'hypothèse d'une transformation de la vessie natatoire des Poissons — appareil hydrostatique — en un poumon — appareil respiratoire —, la preuve directe, expérimentale manque complètement.

A vrai dire, et pour ce qui concerne les Vertébrés, nous nous trouvons en présence d'un complexe de facteurs qui rend infiniment difficile toute expérimentation. Le point crucial se place bien plutôt ici dans la possibilité d'assurer l'oxygénation des tissus que dans la présence ou dans l'absence de l'eau. Les Vertébrés terrestres prennent incontestablement leur origine dans la transformation de Vertébrés aquatiques; mais cette transformation exige la constitution d'organes spéciaux, constitution lente et très graduelle, on n'en peut douter, qui dépasse les moyens d'une expérience de laboratoire, quelle que soit sa durée. Existe-t-il, d'ailleurs, actuellement, des Vertébrés aquatiques dont l'état physico-chimique permette les mêmes possibilités d'adaptation à la vie aérienne?

Cependant, si nous réduisons le problème à son essence, nous entrevoyons la possibilité d'une recherche directe : impuissants à provoquer l'apparition d'un système respiratoire anatomiquement compliqué, nous pouvons cependant voir, expérimentalement et par comparaison, quels phénomènes se produisent, quand un organisme aquatique passe dans le milieu aérien.

La question se pose à peine pour les plantes. Émergées, leurs feuilles s'amincissent et s'étalent ; la transformation paraît en somme relativement simple. Il en va tout autrement pour les animaux. Chez des Annélides (*Syllis prolifera*, *S. gracilis*, *Nereis irrorata*, *Phyllodoce laminosa*), chez des Rotifères, Ferronnière constate que l'émersion provoque aussitôt la « fuite » de l'animal, qui tente de s'enfouir dans le sol ou sous les pierres ; l'enfouissement s'accentue de plus en plus à mesure que le déssèchement progresse. Le phénomène se rattache étroitement à l'anhydrobiose : l'animal dont les tissus se dessèchent est attiré par l'humidité. Cela peut permettre de comprendre comment de nombreux animaux littoraux ont été conduits à une vie souterraine, — au moins à marée basse ; le mode de vie des Vers oligochètes terrestres (Lombriciens) s'explique ainsi en partie. Nous savons, en effet, qu'ils s'enfouissent d'autant plus profondément que le sol se dessèche davantage. Mais, outre l'enfouissement, la mise au sec des animaux aquatiques détermine une abondante secrétion muqueuse ; celle-ci a évidemment pour effet d'entretenir un certain degré d'humidité qui s'ajoute à l'humidité du sous-sol. Cette manière de se comporter, expérimentalement constatée chez des animaux normalement aquatiques, correspond aux phénomènes spontanés observés chez les Vers terrestres.

L'expérience apporte, en somme, quelques lueurs dans un domaine où l'hypothèse jouait jusqu'ici un rôle prépondérant.

De ces essais expérimentaux, on doit rapprocher une série d'observations biologiques dues à

P. Pelseneer [1], dans lesquelles l'anatomie comparée demeure constamment en regard de l'éthologie. Ces observations portent sur des Mollusques marins devenant terrestres ; on peut suivre, par une gradation assez ménagée, la formation

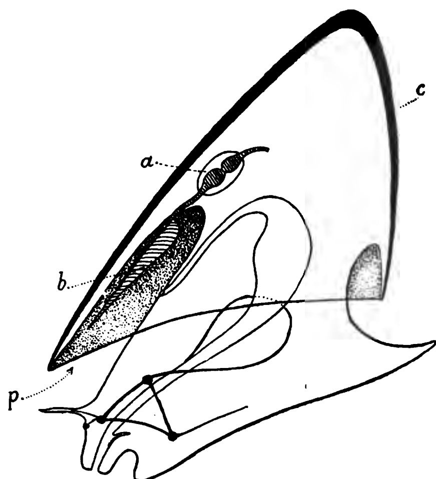


Fig. 7. — Coupe schématique antéro-postérieure d'un Mollusque gastéropode pour montrer la situation des appareils respiratoires. *p*, cavité du manteau ; *b*, cténidies ; *a*, cœur ; *c*, coquille.

d'une région respiratoire aérienne. Les Littorines vivent dans trois conditions assez voisines, en ce sens qu'elles sont périodiquement immergées ou émergées ; mais la durée relative de l'émersion et de l'immersion varie dans des proportions considérables : *Littorina rudis* et *L. neritoides* habitant les rochers de la zone supra-littorale se trouvent à sec pendant toute la quinzaine qui

1. *Arch. de Biol.*, 1896.

sépare deux grandes marées ; *L. obtusata* vit sur les *Fucus* de la zone moyenne; chaque marée basse la met au sec, chaque marée haute la recouvre, de sorte que son existence se trouve partagée en deux parties quasiment égales ; quant à *L. littorea*, elle demeure aux confins de la zone littorale de sorte que, à l'inverse de *L. rudis*, elle émerge seulement pendant les grandes marées. Ces Mollusques constituent une série éthologique dans laquelle le temps d'émersion va croissant de *L. littorea* à *L. rudis* ; ce temps d'émersion fait naître la nécessité, pour l'animal, de respirer l'air en nature. A cette nécessité une disposition anatomique correspond-elle ? l'affirmative ne fait point doute. Si l'on examine, en effet, la région respiratoire chez un Mollusque, anatomiquement très voisin des Littorines, mais vivant constamment dans l'eau, les *Lacuna*, par exemple, on constate l'existence d'un organe branchial (cténidies) en saillie sur le plafond de la cavité du manteau (Fig. 7 et 8), symétriquement situé par rapport au rectum ; entre ces deux organes, on n'aperçoit dans cette région aucune autre formation importante. Chez les Littorines, les branchies occupent une situation analogue, mais elles font beaucoup moins saillie, tandis que de l'autre côté, au voisinage du rectum, apparaissent des lacunes sanguines (poumon) disposées en réseau. Ces formations, déjà marquées chez *L. littorea*, le sont à un degré très accusé chez *L. rudis*, sans que cependant les branchies disparaissent.

Chez un autre Mollusque, presque complètement terrestre, *Cerithidea obtusa*, le réseau vasculaire atteint un grand développement, tandis

que les branchies se réduisent à des rudiments (Fig. 8). Des dispositions anatomiques de même

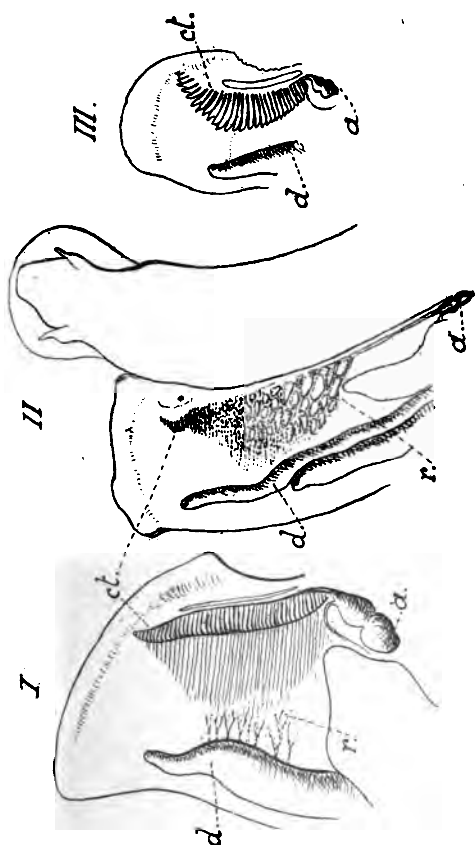


Fig. 8. — Formation d'un réseau vasculaire et disparition des cténidies. *a*, cœur ; *d*, rectum ; *ct*, cténidies ; *r*, réseau pulmonaire. I. *Littorina rudis*. II. *Cerithidea obtusa* à comparer avec III. *Lacuna*, strictement aquatique (d'après Pelseneer).

ordre se rencontrent chez d'assez nombreux Mollusques.

On ne peut pas ne pas y voir la traduction morphologique — devenue héréditaire — d'une adaptation à un nouveau milieu, dans les condi-

tions générales précédemment indiquées. Quel en serait le processus? Pelseneer émet l'hypothèse que, chez l'animal émergé, la cavité palléale se remplissant d'air, les feuillets branchiaux s'appliqueraient l'un sur l'autre, faisant ainsi obstacle à la circulation; le cours du sang se trouvant détourné, il en résulterait le développement d'un réseau vasculaire. Tout se passerait, en définitive, comme si un obstacle matériel s'opposait à la libre circulation du sang.

On se représente difficilement qu'une action de cette nature aboutisse au résultat connu, car la modification circulatoire, si elle peut déterminer un changement des échanges, ne saurait être considérée comme la raison mécanique de la formation localisée d'un réseau. Tout en considérant la formation d'un réseau pulmonaire comme l'effet des interactions du complexe organisme × milieu, je puis difficilement admettre un processus aussi simple, dont on ne comprend pas la répercussion sur l'ensemble; tandis que je comprends mieux, sans en apercevoir les détails, une modification de la substance même des Mollusques — effet direct des interactions — se traduisant par le développement d'un réseau vasculaire. Tenons-nous-en au fait précis, puisque l'expérience ne nous fournit aucun renseignement sur le processus; le fait en lui-même, en montrant une correspondance si étroite entre l'éthologie et l'anatomie, montre aussi l'influence immédiate du milieu, déterminant la formation *graduelle* d'un organe nouveau. Formation graduelle, dis-je; non pas que je suppose une relation génétique directe entre les diverses Littorines, l'hypothèse me paraît inutile; mais parce

que je pense que les Littorines les plus voisines d'une vie exclusivement aérienne n'ont point atteint ce degré sans transition, qu'elles ont progressivement gagné les zones supra-littorales et que, corrélativement, le réseau vasculaire s'est étendu ; chacune des Littorines ne constitue pas, à mes yeux, un stade d'une évolution en cours, devant aboutir nécessairement à la forme *rudis*, mais *L. littorea*, comme *L. obtusata* me paraissent être actuellement à des stades analogues à ceux qu'a traversés *L. rudis*.



CHAPITRE VI

QUELQUES EFFETS DE L'ANHYDROBIOSE : PLANTES A PIQUANTS, MIGRATIONS.

En regard des variations morphologiques résultant de la pénétration des substances existant dans l'eau, celles que peuvent déterminer concurremment les modifications purement quantitatives de l'eau semblent de faible importance, d'autant plus que les effets de l'anhydrobiose se font seulement sentir, lorsque le dessèchement ou l'hydratation persistent un certain temps. Ces effets ne sont cependant pas négligeables et il importe d'examiner ce qui advient alors que tout semble se passer comme si l'état hygrométrique extérieur se modifiait seul ; nous aurons l'occasion de constater, une fois de plus, que les modifications quantitatives de l'eau dans l'organisme se ramènent en somme à l'action spécifique de tel ou tel des corps intra-protoplasmiques. En outre, nous verrons que certaines variations morphologiques ont une origine et un sens bien différents de ceux qu'une interprétation anthropomorphique, et partant un peu naïve, leur attribue généralement.

1. — État hygrométrique et variations morphologiques.

Les effets de la sécheresse ou de l'humidité ont été plus spécialement étudiés sur les plantes,

matériel relativement malléable à tous égards.

Des essais ont été cependant tentés sur les animaux. Dareste plaçait des œufs d'oiseau dans une atmosphère desséchée, sans obtenir, d'ailleurs, le moindre résultat. Cela s'explique fort bien, si l'on se souvient que le protoplasme d'un œuf d'oiseau n'est qu'une parcelle infime par rapport à la surcharge vitelline. Celle-ci renferme une quantité considérable de liquide qui maintient dans un état constant d'humidité le protoplasme de l'embryon en cours de développement, en dépit des efforts pratiqués pour les mettre au sec.

Beaucoup plus récemment, Arnold Pictet[1] a tenté d'élucider le rôle de l'humidité sur les Lépidoptères, en plaçant des chenilles dans une cage à évaporation insuffisante et en couvrant d'eau, avec un vaporisateur, les feuilles données en pâture. Les chenilles soumises jeunes à cette action donnent des papillons nains relativement à la moyenne des papillons semblables, tandis que les chenilles mises en expérience à un âge plus avancé donnent des papillons affectés de variations dans la couleur des ailes : le long des nervures s'accumulent des pigments foncés. Plusieurs des variations produites se rencontrent à l'état naturel en Islande, en Scandinavie ; mais elles ne seraient nullement héréditaires. Dans tous les cas, les différences intervenues paraissent dépendre de la modification des échanges : tels pigments, qui s'éliminent à l'ordinaire, ou bien ne se forment pas, ou bien s'accumulent en certaines régions du corps.

1. *Loc. cit.*, 1905.

Avec les plantes, on obtient des résultats d'une analyse plus aisée et d'une portée plus grande.

Depuis longtemps, les botanistes ont remarqué la particulière abondance des plantes à piquants dans les régions où règnent un climat sec et une lumière vive ; l'idée devait nécessairement naître d'un rapport immédiat entre l'état hygrométrique de l'air ou l'humidité du sol et l'existence d'épines. Lothelier, se plaçant à ce point de vue, dans un travail devenu classique [1], étudie 18 espèces de plantes, parmi lesquelles *Ulex europæus* (Ajonc), *Centaurea calcitrapa*, *Cirsium lanceolatum*, *Ononis repens*, *Berberis*, etc. Chaque expérience comportait deux lots : l'un placé dans les conditions normales, l'autre dans une cloche saturée d'humidité avec renouvellement quotidien de l'air ; le milieu ne renferme aucun élément étranger. Sous la simple influence d'une trop grande humidité, les piquants disparaissent suivant deux modes distincts. Les piquants, en effet, n'ont pas tous la même origine : les uns proviennent de la transformation d'une feuille ou d'un rameau, les autres représentent un organe accessoire comparable aux stipules. Ceux-ci disparaissent purement et simplement, tandis que les premiers acquièrent progressivement une autre forme : les épines-rameaux s'allongent en pousses feuillées, les épines-feuilles prennent l'aspect de feuilles. Ces variations extérieures répondent à des variations anatomiques : les formations ligneuses et palissadiques diminuent et la structure s'achemine vers celle des feuilles submergées.

1. *Revue Gén. de Bot.*, 1893.

Cette expérience mettrait en évidence, s'il était nécessaire, une relation étroite entre la nutrition de la plante et sa transpiration; elle montre surtout le contre-coup morphologique de cette relation : l'épaississement des tissus limite la transpiration, en même temps qu'il augmente notablement l'assimilation chlorophyllienne. Les épines apparaissent donc comme d'importants organes de nutrition. On le démontre directement au moyen de quelques pieds de Panicaut (*Eryngium campestre*), ainsi que l'a fait Droit [1]. Cette Ombellifère vit à l'ordinaire dans les terrains secs; une forme voisine vit sur le littoral marin. L'inflorescence en est constituée par de fortes bractées terminées en pointe acérée, qui séparent les fleurs disposées en tête; des bractées plus grandes (bractées primaires), également piquantes, enveloppent l'inflorescence à sa base. Si, sur un lot de ces plantes, nous procédons à l'ablation des bractées primaires, il surviendra une modification appréciable par rapport au lot témoin. Les graines mûrissent plus rapidement chez les plantes mutilées que chez les témoins, mais les graines sont notablement plus petites, ratatinées, du simple au double environ. Semées, ou bien elles germent fort mal, donnant une plantule très réduite, ou bien elles ne germent pas du tout. Sans aucun doute, ces bractées primaires, morphologiquement peu importantes, jouent un rôle prédominant dans la nutrition de la plante vivant en terrain sec ; l'aspect morphologique traduit clairement la modification du système d'échanges de

1. *Th. de la Fac. des Sc. de Paris*, 1908.

la plante, corrélatif à la diminution de l'humidité du sol ou de l'air.

Mais cette diminution de l'humidité n'est pas fatalement une diminution véritable; elle peut aussi bien résulter d'une accumulation trop grande de sels ou de substances physiquement analogues dans la plante. Poussant dans un sol riche en telle ou telle substance, la plante peut subir une excessive concentration et telle qu'il en résulte un processus d'anhydrobiose, en dépit de l'humidité de l'air. Nous arrivons ainsi à l'anhydrobiose relative, dont je parlais dans le précédent chapitre. L'expérience de Molliard, à laquelle j'ai déjà fait allusion, montre surabondamment cette production de piquants en atmosphère humide sur des plantes à très grande concentration. Dans des flacons saturés d'eau et sur des milieux renfermant du glucose croissent des plants d'Ajonc (*Ulex europœus*); les titres de la solution de glucose s'échelonnent: 5 p. 100, 10 p. 100, 15 p. 100. L'action spécifique du sucre active la croissance dans les deux premiers cas; en même temps, *sans qu'il y ait perte d'eau*, les piquants se multiplient et la chlorophylle s'accumule. Ce double processus indique les effets de la « sécheresse »; or, la sécheresse ne peut provenir ici que de l'accumulation de sucre dans les tissus, que d'une excessive concentration, jouant, au point de vue des échanges, exactement le même rôle qu'une raréfaction absolue de l'eau.

Quant à la modification même des échanges que détermine la sécheresse, est-elle spécifique? Toute plante, placée dans des conditions analogues, se comportera-t-elle de façon comparable?

A vue superficielle, évidemment, il semblerait que la plante « se modifie pour diminuer l'évaporation ». Nombreux sont les systèmes d'échanges qui, aboutissant à une adaptation parfaite de l'organisme au milieu, acquièrent ainsi cette apparence de finalité et semblent rentrer dans les « harmonies » de la nature. Nous en savons assez, actuellement, sur l'individualité des êtres vivants pour être assurés qu'ici comme ailleurs « l'harmonie » s'établit après coup, lorsque de multiples dysharmonies ont accumulé les cadavres. Les plantes qui persistent et se développent, on ne saurait trop le répéter, sont celles-là seules qui ont réagi d'une certaine manière à la perte d'eau; les autres ont disparu. Celles qui demeurent ont acquis une propriété nouvelle, qui s'est perpétuée dans les générations successives. Nous ne voyons généralement que celles-là.

Cette adaptation étroite de certaines plantes à un milieu sec suggère généralement une conception tout autre. Se plaçant à un point de vue anthropomorphique, quelques naturalistes considèrent que les organismes cherchent à se défendre contre leur ennemi — le milieu ! — par des moyens extérieurs. Pour certaines plantes, la production d'épines serait un moyen de défense. Les épines, incontestablement, peuvent écarter les hommes et gêner quelques grosses bêtes; mais c'est là un résultat tout à fait accessoire et contingent, car si les plantes ne persistaient que grâce à ces moyens un peu simplistes, elles auraient toutes disparu depuis longtemps. Leurs plus dangereux ennemis — si l'on peut ainsi parler — ne reculent en aucune façon devant les épines aussi nombreuses, aussi aiguës qu'elles

puissent être. Examinez les capitules d'un Chardon quelconque (*Carduus*, *Cirsium*, *Onopordon*, *Kentrophyllum*, *Echinops*, etc.), et vous les trouverez rongés par telle ou telle larve de Diptère ou de Coléoptère, parfois complètement détruits, conservant à peine quelques graines intactes. Le dommage paraît considérable, et cependant ces plantes persistent, la plupart même se multiplient en abondance. Les épines, vraiment, ne protègent que contre des ennemis imaginaires; les ennemis réels passent outre. Si ces plantes persistent, elles le doivent, non à la sélection par les « moyens de défense », mais à des facteurs plus efficaces ; les « moyens de défense » comptent aussi peu que l'harmonie préétablie. Le jour où, certaines conditions intervenant, le nombre des parasites deviendra suffisamment considérable, ces plantes disparaîtront et le parasite avec elles, à moins qu'il ne vive également dans un autre milieu. Les grands Sauriens de l'époque secondaire ont disparu, malgré les puissants « moyens de défense » qui devaient, semble-t-il, réduire à l'impuissance les petits Mammifères destructeurs de leurs œufs. L'expérience biologique nous conduit ainsi à cesser d'invoquer soit de prétendus moyens de défense, soit « l'harmonie », pour expliquer des phénomènes d'échanges répondant à des conditions extérieures très précises. L'occasion est excellente de remarquer combien nos interprétations anthropomorphiques s'éloignent de la réalité, combien il est essentiel d'essayer de se placer, non au point de vue humain, mais au point de vue de l'organisme envisagé.

2. — Anhydrobiose et instincts.

L'examen de quelques faits d'anhydrobiose sur des animaux — embryons ou adultes — dicte des considérations analogues. Ici, nulle variation durable, morphologique ou autre, ne se produit; mais l'effet du desséchement ou de l'hydratation se présente sous un jour particulier qui complète l'étude que nous faisons du milieu et de ses effets. Les phénomènes intimes sont évidemment de même ordre que les phénomènes observés sur des plantes ; ils ressortissent à des différences de composition physiço-chimique. Seulement, au lieu de se traduire morphologiquement, ces différences se traduisent physiologiquement, et d'une façon si compliquée, parfois, qu'elles ont pu donner l'illusion d'une « volonté » ferme ou d'un inflexible « instinct ».

Quiconque a vécu près des champs ou au bord de la mer a certainement remarqué que divers animaux — les Escargots par exemple — se montraient en abondance après une averse, tandis qu'on les voit peu en période sèche. Pour la plupart de ceux qui regardent sans chercher à comprendre, il ne fait aucun doute que l'animal « préfère » les temps humides aux temps secs pour sortir de sa retraite. Cependant, sans nous piquer aucunement de physiologie, une observation facile se présente à nous : voici sur des tiges, sur un tronc d'arbre, sur un mur toute une théorie de petits Limaçons (*Helix ericetorum*, *H. carthusiana*), l'atmosphère est sèche. Examinant quelques-uns de ces Mollusques, nous remarquons qu'ils sont profondément enfoncés dans

leur coquille et n'adhèrent à leur support que par une sorte de sécrétion desséchée (épiphragme) ; ils demeurent là, indéfiniment, tant que l'état hygrométrique ne change pas. Mais survienne une pluie, et tous se mettent en branle. Ces *Helix* ne procèdent pas autrement que tous les autres, mais ils procèdent d'une façon moins compliquée ; ils stationnent à la place même où les surprend la saison sèche, tandis que d'autres suivent l'humidité quand elle devient insuffisante. *Helix ericetorum* s'enfonce dans sa coquille à mesure qu'il se dessèche, et il en sort à mesure qu'il s'hydrate. Nous nous en convaincrons en plaçant .quelques individus sous une cloche saturée d'eau : en dépit de la température et de l'état hygrométrique extérieurs, ils se gonfleront, s'étaleront au dehors de leur coquille ; ils subissent, en quelque sorte passivement, le gain ou la perte d'eau. Mais ces différences d'hydratation n'entraînent chez eux aucun autre phénomène « instinctif » frappant. D'autres Limaçons, au contraire (*H. pomatia, H. nemoralis*, etc.) paraissent « fuir » la dessiccation et se dirigent vers les endroits humides et obscurs. Certains Mollusques (*Littorina rudis*) étudiés par G. Bohn[1] et par J. Lœb présentent le phénomène périodiquement, parce qu'ils sont soumis au régime des marées. Vivant sur les rochers supra-littoraux, l'eau ne vient jusqu'à eux qu'une fois par quinzaine. Au moment de la vive eau, les Littorines errent sur les rochers, leur hydratation est maximum, moins encore parce que l'eau les baigne directement que parce

1. *C. R. Acad. Sc.*, 1904.

qu'elles ressentent les effets immédiats de l'évaporation. A mesure que la mer s'éloigne, les Littorines subissent une dessiccation progressive et, suivant les lignes de plus grande pente, gagnent les régions obscures, les interstices des rochers, les cavités qu'elles rencontrent : le protoplasme hydraté et le protoplasme déshydraté réagissent à la lumière de façon contraire ; on dit que le phototropisme change de signe. On peut, avec Lœb, provoquer le même phénomène en plongeant les Littorines dans de l'eau salée : la salure modifie nettement le sens du phototropisme, le sel intervenant ici par pure action physique, car le changement de signe est rapide. Si l'on appelle « instinct » un phénomène d'ordre franchement physico-chimique donnant l'illusion d'un finalisme, les Littorines, d'autres Mollusques, les Annélides qui s'enfouissent dans le sable et bien d'autres animaux possèdent incontestablement l' « instinct » de parer au manque d'eau, en gagnant les régions obscures ou le sous-sol. Mais nous sommes alors fixés sur ce que cache ce mot, dont le vague abrite généralement une conception moins positive, quoique infiniment plus téléologique.

Que devient cependant « l'instinct finaliste » devant les phénomènes du « rythme des marées », dans lequel intervient encore activement l'anhydrobiose? Gamble et Keeble[1], G. Bohn[2], puis H. Piéron[3] et d'autres encore ont observé les mouvements d'un Ver turbellarié, *Convoluta*

1. *Proc. of roy. Soc. of London*, 1903.
2. *Bull. du Muséum*, 1903.
3. *Bull. du Muséum*, 1910.

roscoffensis. Cet animal, coloré en vert par de la chlorophylle, vit dans la partie du sable du rivage que la mer recouvre et découvre à chaque mouvement de marée : lorsque la mer monte, tous les individus de la plage s'élèvent au-dessus du sable qu'ils transforment en un tapis de verdure ; lorsque la mer descend, ils s'enfouissent tous également dans le sable. L'explication anthropomorphique consiste à dire, comme précédemment, que les *Convoluta* se cachent pour éviter la perte d'eau; l'explication transformiste et rationnelle, reposant sur l'expérience, fait intervenir la déshydratation, même légère, ajoutant que, parmi les animaux soumis au rythme des marées, les uns n'ont pas résisté au dessèchement périodique, les autres ont été adaptés. Par là nous entendons que le système d'échanges, compatible avec la vie dans les conditions données, comporte, entre autres, le processus que nous interprétons comme rythme. L'adaptation est telle que le rythme persiste quelque temps, quand cesse la cause qui le produit. Plaçons, en effet, dans un bassin plein d'eau de mer un certain nombre de *Convoluta*, de telle sorte que les animaux soient constamment immergés : néanmoins, deux fois en vingt-quatre heures, on observe la descente et la montée des *Convoluta;* le rythme n'a cependant plus aucun sens et, téléologiquement, on ne peut qu'admirer cet « instinct », dont les manifestations sont si parfaitement inutiles, quand elles ne vont pas directement à l'encontre des besoins de l'animal. Aussi bien, « l'instinct » physico-chimique ne résiste pas aux actions extérieures ; en vase clos, dans l'eau au repos, le rythme cesse au bout de quelques jours ;

à l'état libre, il subit une série de perturbations, car il ne faut point oublier la complexité des interactions. Des observations semblables ont été faites, par Bohn en particulier, sur de nombreux animaux marins.

Les modifications des échanges du protoplasme peuvent être un peu différentes et le soi-disant « instinct » acquérir un autre aspect, avec une apparence remarquable de complication. Au lieu de « se placer à l'abri » de l'évaporation, l'animal paraît chercher l'humidité ; et cette recherche entraîne de véritables migrations d'individus agglomérés ; la lumière n'entre plus alors en cause, tout au moins d'une façon directe.

Giard[1] a découvert et décrit les larves d'un Insecte diptère, *Scaira medullaris*, qui vit dans la moelle d'un Seneçon (*Senecio jacobeæ*) et se nourrit aux dépens de cette moelle.

Parvenues à leur ultime croissance, ces larves mesurent environ 8 millimètres en longueur, leur corps transparent semble extrêmement fragile. Elles subissent cependant, sans dommage, un desséchement intense : exposées à l'air d'une chambre chauffée, les larves s'immobilisent, leur tégument prend un aspect fripé, opalescent; elles demeurent ainsi pendant plusieurs semaines. Placées en chambre humide, elles reprennent au bout de quelques heures leur aspect luisant, leur couleur et leur activité. En disposant l'expérience un peu différemment, on montre qu'au fur et à mesure qu'elles se dessèchent, les larves de *Sciara medullaris* se déplacent et gagnent les

1. C. *R. Acad. Sc.*, 1902.

endroits humides ; elles subissent une sorte d'attraction de la part de l'eau, leur « hydrotropisme » est positif : après avoir incomplètement desséché une tige de Seneçon renfermant ces larves, il suffit d'humecter la tige en un point pour voir toutes les larves se diriger vers ce point humide. A l'état libre, elles descendent le long de la tige de Seneçon, à mesure que celle-ci se dessèche et finissent par arriver dans la partie la plus voisine du sol.

Les conséquences de cette façon d'agir particulière vis-à-vis du dessèchement ne laissent pas que d'être assez imprévues. « On sait, écrit Giard, que les larves de *Sciara* se réunissent fréquemment en amas renfermant parfois des milliers d'individus. Cela s'observe surtout chez les espèces vivant sous les feuilles mortes ou sous l'écorce des arbres. En soulevant celle-ci, on voit les larves rangées côte à côte, formant des plaques très étendues. » L' « instinct social » se dévoile ici sans mystère ! Un phénomène physico-chimique intervient seul pour grouper en nombre des individus n'appartenant pas nécessairement tous à la même lignée. Phénomène fort complexe assurément et dont nous ignorons de nombreux éléments, mais phénomène étudiable par les moyens ordinaires et qui nous permet d'entrevoir un côté du prétendu « instinct social ». Nul ne songe penser que toutes les agglomérations d'individus, semblables ou différents, résultent de la même action, dépendent de l'anhydrobiose. Les sociétés diverses, chez les animaux comme chez les plantes, reconnaissent pour origine des facteurs certainement variés ; mais ne suffit-il pas d'avoir dépisté l'un de ces facteurs, d'avoir, une

fois, réduit le mystérieux « instinct » à l'interaction du complexe organisme × milieu, pour être autorisé à penser que dans tous les autres cas, si différents soient-ils de celui-ci, ce sont encore ces interactions qui entrent en jeu ?

De proche en proche, on parviendra, restons-en convaincus, à réduire à leur cause physico-chimique les « actes » les plus finalistes en apparence. Arrêtons-nous, par exemple, sur l'instinct qui pousse les animaux à émigrer. Quand il s'agit des hirondelles ou d'autres oiseaux, on conçoit assez bien que le rythme déterminé par l'alternance des saisons et ce qu'elle comporte (température, nourriture, etc.), les entraîne à quitter une région pour une autre. Mais comment admettre cette explication pour des larves d'insectes ? Or, les *Sciara* (*Sc. militaris*, *Sc. gregaris*) que l'humidité a fait converger vers un même point, se déplacent parfois en bandes nombreuses ; n'est-il pas plus rationnel d'envisager ces mouvements comme résultant d'une attraction vers l'humidité que de supposer chez ces larves une recherche quasiment consciente d'une nourriture meilleure ou plus abondante ? Encore une fois, s'il y a lieu de généraliser, la généralisation ne doit pas conduire à avancer que toutes les migrations ressortissent à l'anhydrobiose. Pour demeurer dans le domaine des Insectes, rien ne permet de croire, à l'heure actuelle, que le déplacement en troupe des Chenilles processionnaires dépendent d'une modification de l'état hygrométrique. Mais, au même titre que les agglomérations, les mouvements d'ensemble dépendent des interactions actuelles.

Des « instincts » plus merveilleux encore, car

ils semblent prophétiques, sont dépouillés de tout mystère par l'étude des larves de *Sciara*. Celles-ci se comportent comme si elles savaient que, devenues Insectes parfaits, l'absence d'appareil perforant (buccal ou autre) les empêcherait de sortir des tiges où elles vivent. « Il est dans leur instinct, écrit Perris [1], comme dans celui de tant d'autres larves, de préparer les voies. Lors donc que le moment de la métamorphose est venu, elles se mettent en quête d'un trou de sortie, et comme, en même temps, un grand nombre de larves, poussées par le même besoin et guidées par la même sagacité, la même sûreté d'appréciation, se livrent aux mêmes recherches, il arrive que plusieurs convergent vers le même point. Toutes, à l'envi, dégagent alors et nettoient les abords de la porte de sortie, de manière qu'elle ne présente plus aucun obstacle. Délivrées désormais de toute préoccupation, elles creusent dans les détritus une niche où elles se logent, puis elles s'enveloppent d'une coque blanchâtre et pellucide formée, non de filaments, mais d'une bave que la larve dégorge à la manière des larves du *Sciaphila*, et c'est dans cette coque qu'elles se changent en nymphes. On en rencontre quelquefois plus de 20 groupées de la manière originale que j'ai dite et figurée et, toujours au centre, on est sûr de trouver un trou de *Tomicus* ou de *Hylurgus*. Ce fait de merveilleux instinct de la larve de *Sciara* est vraiment remarquable ; il est aussi une nouvelle preuve des ressources infinies de la Nature pour la conservation des espèces. »

1. *Bull. Soc. entom. de France*, 1870 (cité par Giard).

Racontée dans ce langage, l'observation de Perris gagne incontestablement en pittoresque. Attribuer aux êtres vivants les desseins, les préoccupations, les désirs humains tout en concevant l'intervention d'un guide qui les dirige à leur insu, c'est donner au récit une allure, un coloris qui captive le lecteur et le remplit d'admiration. Le procédé réussit à merveille, et J.-H. Fabre l'exploite avec un bonheur persistant. Il ne saurait satisfaire quiconque désire, non pas admirer, mais pénétrer de plus en plus profondément dans l'étude des causes qui déterminent les mouvements des êtres vivants, aussi bien que leur aspect extérieur. Traduite en langage scientifique, l'observation de Perris montre que l'histoire biologique des larves de *Sciara* semble dominée et dirigée par les conditions d'humidité du milieu dans lequel elles vivent.

Les transformations internes qu'elles subissent en se développant, en passant de l'état de larves à celui de nymphes, ne sont pas purement morphologiques ; la constitution physico-chimique a été modifiée, ainsi que le système d'échanges ; entre autres manifestations corrélatives, à l'hydrotopisme positif succède un hydrotropisme négatif. Or, les œufs de *Sciara* sont constamment pondus dans des cavités pratiquées par d'autres Insectes ; les larves s'enfoncent dans la plante, attirées par l'humidité, sans obturer les galeries de pénétration. Aux abords de celles-ci la moelle est plus sèche, puisqu'elles communiquent directement avec l'extérieur, c'est vers ces parties sèches que se dirigent les larves quand, au moment de la nymphose, l'humidité les repousse au lieu de les attirer. On peut, expérimentalement,

précipiter le déplacement en activant la dessiccation ; il suffit pour cela d'élargir, par une section de la tige, la surface de communication de la cavité avec l'extérieur : toutes les larves viennent se disposer plus ou moins perpendiculairement à cette surface.

Ce n'est pas à dire, il faut y insister, que présenté sous cet aspect, le phénomène soit complètement élucidé. Mais, dans ce cas comme dans le précédent, le problème est posé de telle sorte qu'il est possible d'approcher d'une solution. Dire que les affinités du protoplasme changent de sens, c'est inciter à rechercher l'origine de ce changement, qui traduit tout un enchaînement de phénomènes successifs ou concomitants.

Nous envisageons actuellement en effet, des conséquences extrêmement obscures de causes prodigieusement complexes. Car ce n'est point la simplicité que montre cette constatation qu'une variation dans la teneur en eau d'un protoplasme change le signe de ses affinités, ou que ces affinités se modifient en même temps que se succèdent les processus du développement. Dans cette constatation il faut apercevoir toutes les modifications du milieu qui ont peu à peu amené certains protoplasmes à leur constitution actuelle et notre but doit être de retrouver ces modifications ou leurs analogues. Nous savons qu'elles existent ou ont existé, ce qui est le point fondamental, et que tout le mystère dont on les entoure par un verbiage anthropomorphique et finaliste résulte uniquement de notre ignorance et de l'absence de tout désir de savoir.

Est-il par exemple, un instinct plus prophétique que celui des chenilles qui filent un

cocon « pour s'abriter », tant que durera leur état de chrysalide ? Des circonstances diverses, si simples qu'elles paraissent sans force contre un impérieux instinct, le suppriment cependant. C'est ainsi que Bataillon chez *Bombyx mori* et F. Picard[1] chez *Ocneria dispar* suppriment purement et simplement le filage du cocon, en plaçant les chenilles dans une atmosphère humide.

Qu'a-t-il pu se passer ? l'excès d'eau en modifiant la concentration des liquides organiques des chenilles supprime la sécrétion des glandes ; l'instinct disparaît, mais la chenille se chrysalide tout de même et se transforme en papillon. L'apparence de « but à atteindre » n'est que le résultat d'une adaptation, ancienne ou récente, devenue héréditaire. L'expérience biologique en fournit ici la preuve.

Et c'est pourquoi il est important de montrer que les instincts se ramènent, comme les formes, à l'action des facteurs externes ; qu'ils sont susceptibles de varier, de disparaître même, sous ces actions.

1. *Feuille des J. Nat.*, 1905.



CHAPITRE VII

LES MODIFICATIONS DE TEMPÉRATURE ET DE LUMIÈRE — LE CLIMAT

Si les modifications du milieu considérées comme purement chimiques déterminent, par un procédé ou par un autre, des effets importants et durables sur les êtres vivants, les modifications en apparence purement physiques jouent, elles aussi, un rôle considérable dans les phénomènes vitaux en général. Leur influence s'exerce avec une intensité relative aux divers organismes. Ces modifications portent sur des composants du milieu dont l'ensemble contribue à constituer le *climat*. Déjà, nous avons eu l'occasion de signaler l'intervention du composant température dans les échanges s'effectuant en milieux salés. Température et lumière, quoique ne constituant pas à eux seuls le climat, méritent de nous arrêter plus spécialement, parce qu'ils sont moins mal connus et qu'ils se prêtent plus aisément aux recherches expérimentales. Les autres éléments du climat sont également importants ; mais leur dissociation est difficile à faire, d'autant plus que beaucoup sont à peine soupçonnés.

1. — Les modifications thermiques en général,

Le terme « température » n'exprime aucune notion précise, surtout lorsqu'on se place sur le

terrain de la Biologie expérimentale. Le degré thermique, en effet, se rapporte à une échelle arbitraire dressée sur un étalon arbitrairement choisi ; ce degré ne correspond pas au même état vibratoire pour des substances différentes, à plus forte raison pour des organismes différents.

On ne peut donc pousser à fond l'analyse et tout doit se borner à étudier les effets d'états thermiques constants ou variables.

Des expériences classiques mettent en évidence l'action d'une élévation ou d'un abaissement de température sur le système d'échanges. Dans une cuvette disposée pour permettre l'échauffement ou le refroidissement, plaçons des Infusoires, *Paramœcium aurelia* si l'on veut (fig. 6) ; les effets de la température se traduiront par les mouvements des cils et des vésicules pulsatiles. Celles-ci, organes d'excrétion, nous renseigneront sur l'intensité du métabolisme par la vitesse de leurs contractions rythmées. Le mouvement des cils et le rythme des vésicules se ralentissent quand la température baisse, ils augmentent quand la température monte. Mais l'accélération n'est pas indéfinie : jusqu'à 30° elle croît, puis elle décroît, puis tout mouvement cesse.

Si de cette expérience ressort la grande influence des modifications thermiques sur le métabolisme, il en ressort aussi des indications précieuses sur la façon dont un organisme se comporte. Pour un organisme donné, dans des conditions données, il existe un degré minimum et un degré maximum en deçà ou au delà desquels, les échanges étant nuls, la mort intervient ; et un degré optimum qui représente les conditions les meilleures pour l'organisme considéré. Chez un

adulte, il est rarement possible d'obtenir des variations morphologiques, l'intensité des échanges ne se manifestant guère extérieurement, les Protozoaires excepté. Mais, chez les embryons ou les larves, des variations morphologiques apparaissent fréquemment, lorsqu'on s'écarte de l'optimum dans un sens ou dans l'autre.

Entre le degré maximum et le degré minimum la distance est toujours relative à un organisme donné et, suivant les organismes, on constate des différences très sensibles : de 5° pour le *Branchipus ferox* (Crustacé phyllopode), de 15° pour la Limnée des étangs, cette différence peut atteindre près de 40° pour la Blatte (de 5 à 42°) et davantage pour les Vertébrés à sang chaud.

La façon dont se comporte la Limnée des étangs indique nettement combien à des variations thermiques minimes peuvent correspondre des manifestations différentes et constantes chez un organisme. Entre 10 et 12° ce Mollusque vit, se reproduit, mais ne s'accroît pas ; entre 12 et 15° il s'accroît très peu et atteint sa maturité sexuelle, sans avoir acquis la taille moyenne des individus semblables ; ce sont des individus nains et ce nanisme se perpétuerait, il serait héréditaire. Le degré optimum pour la Limnée est 20 : elles s'accroissent alors de 8 millimètres par mois. De 20 à 25°, limite supérieure, l'accroissement va de nouveau en diminuant.

Que faut-il entendre exactement par degré optimum ? Dire que 20 représente le degré optimum pour le développement de la Limnée ne signifie point que la Limnée doit vivre à une température *constante*, mais à une température moyenne de 20°, les oscillations s'établissant autour du

degré 20, entre 18 et 22 par exemple; car il s'agit, bien entendu, d'oscillations faibles et non d'écarts exceptionnellement très hauts ou exceptionnellement très bas dont la moyenne donnerait 20.

Quelle que soit la place de l'optimum dans l'échelle thermométrique, l'organisme en voie de développement réclame une certaine quantité de chaleur qu'il emprunte au milieu extérieur, et son système d'échanges, par conséquent la constitution de son protoplasme, dépend en partie de la quantité de chaleur fournie : cette chaleur met en branle certaines réactions internes, tandis que, par contre, d'autres réactions internes produisent de la chaleur. Ce dernier point est confirmé par ce fait que l'organisme, dès l'état embryonnaire, a une température constamment supérieure à celle du milieu, ainsi que le montrent en particulier des mesures précises effectuées sur l'embryon d'oiseau. L'existence de cette température propre doit être retenue dans toute expérience.

Mais on ne doit pas perdre de vue que cette chaleur interne est liée étroitement à la température extérieure ; celle-ci, accélérant ou ralentissant les échanges, accélère ou ralentit le développement, dans des limites variables pour chaque organisme. Les expériences et les observations foisonnent à ce sujet. Dans les pays froids, où la belle saison est courte, les développements retardent d'une manière sensible. Si l'on apporte, par exemple, d'Avignon sur le mont Ventoux, des œufs d'*Osmia cornuta*, abeille solitaire qui nidifie dans les tiges sèches, le développement éprouve un retard de quatre mois environ. Ce retard entraîne des conséquences importantes : lorque l'Osmie naît, les plantes

qu'elle utilise habituellement ont cessé de fleurir et ce sont d'autres plantes que l'abeille trouve à sa disposition. Un changement de nourriture (allotrophie) s'impose, et nous verrons dans le prochain chapitre que ce facteur intervient pour sa part dans l'évolution générale. D'autres retards de développement, parfois beaucoup plus considérables, ont été observés chez de nombreux organismes, soit dans la nature, soit expérimentalement, à la suite de variations thermiques, par exemple chez le Hanneton.

Etudiée isolément, l'action de la température demande une grande attention, car il importe de dissocier le facteur thermique de quelques autres.

Dans diverses circonstances, on doit se demander si les effets observés relèvent d'un refroidissement intense, ou si le refroidissement ne se confond pas avec l'anhydrobiose. Giard a montré, en effet, que la perte d'eau arrêtait la marche des processus embryonnaires, mais que celle-ci reprend avec le retour de l'humidité.

D'autres phénomènes, que l'on met généralement sur le compte exclusif de la température, n'en dépendent peut-être pas uniquement. Ainsi, quelques animaux, appartenant à des groupes très divers, s'endorment quand vient la saison froide. A ce moment leur organisme renferme d'abondantes réserves, dont ils usent modérément dans l'état de sommeil : la température interne s'abaisse et les échanges deviennent peu actifs. Peut-être que pour certains d'entre ces hibernants, tels que le Hérisson et quelques autres Mammifères, ne faut-il voir là qu'un effet du refroidissement ; j'ai vu le Hérisson actif et se nourrissant bien, lors-

qu'on le maintenait, en hiver, dans une température moyenne de 15°. Mais, quand on examine d'autres animaux, des doutes surgissent. Au cours d'élevages de chenilles de Zygénes, Delcourt et moi avons constaté l'engourdissement des chenilles, bien qu'elles fussent placées dans une température relativement élevée. Nous avons été amenés à nous demander, si dans ce phénomène, outre le facteur thermique, n'agissent point certains rayons lumineux ou tout autre composant du milieu. Les circonstances n'ont point encore permis d'instituer des expériences dans ce sens.

Ces doutes relatifs à l'hibernation en suggèrent d'autres touchant les migrations des oiseaux. Evidemment le départ des Hirondelles et autres migrateurs coïncide avec la venue de la saison froide et une raréfaction de la nourriture ; on n'en voit pas d'autre cause véritablement efficiente. Mais le refroidissement suffit-il vraiment ? Je sais bien qu'on a découvert un « besoin » d'émigrer manifesté par des Oiseaux en cage ; peut-on admettre un facteur de cet ordre ? Outre que l'existence de ce « besoin » a été niée, que prouverait-elle, sinon une acquisition héréditaire confondue avec un « instinct » au sens finaliste du mot ? L'important serait de savoir si une baisse thermique saisonnière suffit, par sa longue persistance, pour déterminer cette acquisition, ou s'il n'intervient pas concurremment des actions du milieu que nous soupçonnons vaguement.

2. — Dimorphisme saisonnier.

En dehors de ces cas où les variations de la température n'interviennent peut-être pas seules,

on en connaît un grand nombre d'autres qui paraissent dériver plus directement du facteur thermique; ce sont, en majeure partie, des cas de variations morphologiques.

Les plus anciennement connus ne relèvent pas de la variation évolutive proprement dite, mais du polymorphisme.

Bien des Mammifères possèdent une toison d'été et une toison d'hiver alternant avec régularité, de telle sorte que l'action immédiate du milieu se fait sentir pour déterminer l'une ou l'autre forme. Cependant, ce dimorphisme disparaît parfois et l'animal conserve constamment la toison d'hiver à poils touffus : les « races » angoras de chats, de chevaux n'auraient pas une autre origine. On se trouverait en présence d'une véritable acquisition, en ce sens que la morphologie corrélative du système d'échanges correspondant à la période hibernale persiste, sans que nous sachions exactement ce qu'il advient du système d'échanges lui-même.

Le plus grand nombre des faits connus de dimorphisme se rapportent aux modifications de couleur que subissent soit un animal isolé, soit les individus d'une lignée, suivant la saison. On sait que l'Écureuil commun, roux en été, a le dos brun et le ventre blanc en hiver ; on connaît l'histoire des animaux polaires qui acquièrent, avec le froid, un pelage blanc.

Que la température intervienne activement dans cette alternative de coloration des poils, nous avons toutes raisons de le croire, si l'on en juge par le résultat des recherches expérimentales portant sur un matériel tout différent, sur les papillons. Leur dimorphisme saisonnier a

été révélé par Berce, en 1867 : deux papillons de forme, de taille et de coloration différentes passaient, aux yeux des naturalistes, pour deux « espèces » différentes ; ils présentaient, en effet, tout ce qui légitime une distinction d'espèces lorsqu'on ne s'inquiète point de connaître les relations génétiques des êtres. Berce constata que ces *deux* « espèces » naissaient de chenilles identiques dont les unes, hivernant, donnaient au printemps *Vanessa levana*, dont les autres, évoluant l'été en quelques semaines, donnaient en juillet *Vanessa prorsa*. Quelques chenilles de cette génération prolongeaient leur évolution jusqu'en octobre et se métamorphosaient en papillon d'aspect intermédiaire entre les deux précédents, *V. porima*. Berce supposa que le développement des œufs pondus par *V. prorsa* aboutissait à la forme *V. levana* et réciproquement, l'alternance des formes résultant de l'alternance des saisons.

Ayant maintenu à la chaleur des chenilles issues de *V. prorsa*, qui auraient dû hiverner, il obtint *V. porima* au lieu de *V. levana*. Depuis Berce, de nombreux auteurs ont repris expérimentalement la question ; on peut la considérer aujourd'hui comme résolue. Weismann, en 1875, a supprimé l'alternance en maintenant à — 1° des chenilles issues de *V. levana* et qui auraient dû devenir *V. prorsa*.

Plus récemment, Ruhmer[1] a montré que le même effet résultait de l'action de la température sur la chrysalide, aussi bien que sur la che-

1. *Entom. Nachrichten*, 1898. L'effet de la température diminue à mesure que l'on opère sur des chrysalides plus âgées.

nille ; il a également montré que l'action momentanée du froid suffit. Mais de plus, et ceci n'est pas sans intérêt, Ruhmer a obtenu toute une série d'intermédiaires entre *V. levana* et *V. prorsa*, en plaçant plusieurs lots de chrysalides à des températures régulièrement décroissantes.

Aucune incertitude ne peut donc persister quant aux relations du polymorphisme saisonnier et de la température. Il ne s'ensuit pas que tous les papillons, dont une génération hiverne à l'état de chenille ou de chrysalide, soient polymorphes à ce degré ; la constitution spéciale à l'organisme considéré ne doit pas plus être négligée ici qu'en d'autres circonstances.

Remarquons également, qu'au dire des auteurs, les formes expérimentalement obtenues ne sont pas exactement superposables aux formes spontanées. Cela signifie que l'expérimentateur, en isolant le facteur température, supprime quelque autre condition qui intervient dans les phénomènes spontanés.

On s'est demandé à quelle nécessité correspondait ce dimorphisme saisonnier. La question se posait aussi bien pour les Lépidoptères que pour les Mammifères. En aucun cas, il n'y a de réponse possible en dehors de celle qui ressort des expériences : la coloration est liée à certaines conditions extérieures, parmi lesquelles la température joue, semble-t-il, le rôle prépondérant ; et cette explication doit actuellement suffire à quiconque ne désire pas une « explication » finaliste.

Mais il est bien évident que ces modifications de la couleur peuvent avoir certaines conséquences, qui n'en dérivent pas nécessairement. L'ours

qui devient blanc se confond avec le sol couvert de glace; il est *homochrome* avec le sol. Se méprenant sur le sens de ces phénomènes, divers auteurs considèrent que cette *homochromie* peut servir à l'animal dans sa défense contre ses ennemis; ils pensent que le pelage blanc apparaîtrait, non pas précisément parce que la température extérieure varie, mais parce que, la coloration du sol changeant, l'animal se dissimulera plus aisément. En langage darwinien, on dit que ce pelage présentant un « avantage » a persisté. Une explication analogue devrait donc être donnée aussi pour le dimorphisme saisonnier des Lépidoptères ; elle ne l'a pas été, que je sache, car il est, malgré tout, difficile à l'homme d'apprécier les avantages qu'un animal peut retirer d'une coloration plus sombre ou plus claire. En tout ceci, en effet, l'anthropomorphisme règne, qui fait attribuer à l'homochromie une signification tout autre que sa signification véritable. Quant à celle-ci, il se trouve que, certains organismes étant donnés, le froid détermine l'apparition d'un pelage blanc ; avec d'autres organismes, le même facteur détermine l'apparition d'une coloration foncée : la coloration traduit en toute circonstance un certain état d'échanges entre les organismes considérés et le milieu. La question qui se présente à nos recherches n'est pas de savoir si cette variation, dont nous connaissons la cause prochaine, passe au crible d'une véritable sélection ; elle est bien plutôt de connaître les conditions antécédentes, d'où résultent en définitive le clair et le foncé ; elle est de remonter aussi haut que possible, au lieu de stationner sans profit à supputer les avan-

tages retirés par tel animal de telle coloration[1].

Sur ces avantages, ne nous y trompons pas, nous ignorons tout, absolument. De même que les piquants n'arrêtent pas les ennemis dangereux des plantes, de même l'homochromie ne dérobe généralement pas l'animal à la poursuite des prédateurs ou des parasites : quiconque observe la nature se persuade que les interprétations anthropomorphiques s'éloignent autant qu'il est possible de la réalité. Laissons au dimorphisme saisonnier sa signification simple de résultat des interactions du complexe organisme × milieu et tirons-en, si elles existent, les conséquences relatives à l'étude des phénomènes évolutifs.

A ce point de vue, le dimorphisme saisonnier paraît se rapprocher des variétés géographiques, ou de ce que l'on appelle « races locales ». Le rôle de la température se démontre expérimentalement, pour ces races locales. Standfuss[2], par exemple, en plaçant au froid des chrysalides de *Vanessa urticæ*, obtient un Insecte très comparable à *Vanessa polaris*, qui vit dans le nord, caractérisée par ses ailes foncées. De même, des chrysalides de *Vanessa cardui*, exposées durant soixante heures à 36°, donnent une forme pâle

1. De nombreux cas d'homochromie ont une origine indépendante de la température. Mais aucun ne se rapporte à l'explication finaliste ou anthropomorphique qu'on en donne; plusieurs d'entre eux constituent de simples coïncidences et il y aurait lieu d'en rechercher le déterminisme; la plupart n'existent que dans l'imagination des naturalistes.

2. Nombreuses publications sur l'action de la température sur les Lépidoptères ; le mémoire initial, paru en 1896, a pour titre : *Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler*. Iena.

voisine de celle des tropiques, tandis que d'autres chrysalides, soumises au froid pendant vingt-trois jours, donnent une forme foncée semblable à celle de Laponie.

Est-ce là un polymorphisme simple? On ne saurait par une réponse unique englober tous les cas particuliers; il ne fait cependant aucun doute que bien des variations corrélatives des modifications thermiques sont des variations véritablement évolutives.

3. — Température et variations évolutives.

C'est ce qui ressort avec évidence des expériences multipliées et concordantes de Standfuss, de Fischer[1] et d'un certain nombre d'autres chercheurs moins connus, sur les Lépidoptères; de Kammerer, sur les Batraciens et les Reptiles. En dehors des faits se rapportant au polymorphisme saisonnier, ou aux variétés géographiques, ces divers essais fournissent de précieuses indications. On obtient des variations aussi bien en intervenant sur la chenille ou la chrysalide que sur l'œuf.

Sur la chenille, aussi bien que sur l'œuf, une température élevée (25 à 30°) provoque une accélération notable de l'évolution embryonnaire et larvaire, il en résulte une diminution de taille très sensible que l'on retrouve chez l'Insecte parfait. Ainsi, *Callimorpha dominula* élevé dans ces conditions n'a plus que 35 à 38 millimètres d'envergure, au lieu de 55 à 59 millimètres. L'intérêt de cette expérience s'augmente du fait

1. Travaux divers sur ce sujet, publiés depuis 1895 environ.

qu'elle reproduit un phénomène spontané. En effet, il existe des formes de papillons différant par la taille seule, mais chez lesquelles cette différence est héréditaire. On distingue, par exemple, *Argynnis dia* de *Argynnis amathusia*, uniquement à ce que la première est plus petite que la seconde. Or, la diminution de taille correspond à une abréviation de la période larvaire, abréviation qui se perpétue dans les générations successives, de sorte que l'on se trouve en présence de deux lignées nettement divergentes, dont le caractère différentiel réside dans un développement abrégé. Dépasse-t-on les données de l'expérience en supposant que cette divergence tire son origine d'une action thermique intervenue sur les œufs ou les chenilles de la forme à période larvaire longue?

Les résultats les plus importants obtenus par les auteurs ont trait à l'action de la température sur les chrysalides. Dans presque tous les cas, on parvient à se rendre compte de la façon dont s'établissent les conditions spontanées capables de déterminer des effets comparables aux effets expérimentaux. Outre les « races » locales et saisonnières, Standfuss, Fischer et autres ont provoqué l'apparition de variations nettes; ils ont considéré les unes comme « anomalies », les autres comme formes « phylogénétiques » ayant existé ou qui existeront. Entre les deux modes de variation, la différence semble peu nette, d'autant moins que les auteurs ne donnent pas le critérium permettant de les distinguer l'un de l'autre, — simple affaire d'appréciation sans doute. Nous aurons l'occasion d'y insister dans un instant. Qu'il suffise d'indiquer ici que la phylogenèse, dont les

auteurs font état, ne repose sur aucune donnée précise. Les rapprochements établis confinent au jeu de mots.

On doit s'en tenir à ce fait essentiel, que par l'action de la température on provoque l'apparition de variations diverses, différentes des formes actuellement connues. Ces variations correspondent à des modifications thermiques assez précises. Il semble bien qu'un froid peu intense et de courte durée demeure sans effet, ce qui se réalise dans la nature par des journées froides intercalées entre des journées tièdes. Un froid assez intense (— 5° au moins et — 12° au plus), provoque au contraire des changements de coloration, un élargissement des teintes bleues.

Encore, ce résultat ne vaut-il que pour certains Lépidoptères, les Nymphalides, par exemple ; d'autres, tels que les Vanesses, semblent infiniment plus sensibles. Ces dernières, il est vrai, présentent fréquemment, on s'en souvient, du dimorphisme saisonnier, très vraisemblablement corrélatif de cette sensibilité.

Quant à l'action des températures élevées, plusieurs auteurs montrent qu'en exposant deux heures par jour, pendant une période de deux à quatre jours, des chrysalides à 42° ou 45°, on obtient constamment des variations. Or, des conditions analogues se réalisent spontanément sur les pentes montagneuses, sur les murs exposés au soleil; par là on s'explique l'apparition de nombreuses anomalies dans une région en certaines années.

Mais tout ceci, bien que fort intéressant, puisque l'expérience donne la clé de faits d'observation pure, resterait sans portée, si ces diverses variations demeuraient strictement individuelles. Or,

Standfuss d'un côté, Fischer de l'autre, nous donnent la preuve formelle que parmi ces variations, quelques-unes, sinon toutes, sont plus ou moins durables. Ayant obtenu des *anomalies* aux dépens de chrysalides de *Vanessa urticæ* exposées à une température élevée, Standfuss (1900) place sur des Orties, et dans des conditions habituelles de température, un certain nombre d'individus; les femelles pondent et les œufs éclosent. Une disposition évidemment défectueuse de l'expérience laisse pénétrer des parasites jusqu'aux chenilles, de sorte que beaucoup d'entre elles ne parviennent point à l'état d'Insectes parfaits. Néanmoins, les descendants immédiats d'une femelle rendue très aberrante par l'action d'une élévation thermique sur la chrysalide, reproduisent la variation.

Fischer, de son côté, opérant sur *Arctia Caia* obtient, en 1901, par l'action d'une température froide (— 8°), des modifications très nettes du dessin des ailes, l'envahissement du pigment brun, et ces dessins se retrouvent, quoique moins accusés, dans les deux générations successives qui ont pu être élevées.

Ces deux faits précis mettent en évidence toute l'importance des actions thermiques dans la transformation des êtres. Que tous les individus, issus d'un couple modifié par l'action de ces facteurs, ne ressemblent pas à leurs parents immédiats, ou que, s'ils leur ressemblent, ils ne soient pas tous l'origine d'une lignée modifiée, nul ne songe à le contester, encore moins à s'en étonner. A plusieurs reprises, nous avons eu l'occasion de rencontrer des variations en divers sens, qui ne manifestent pas l'établissement d'un nou-

veau système d'échanges durable, mais bien une modification plus ou moins momentanée de l'ancien. Il suffit seulement de constater que, soustraites à l'action des facteurs déterminants, quelques variations se perpétuent.

Les essais tout récents de Kammerer[1] sur les Lézards corroborent, au surplus, ces résultats. Chez les *Lacerta muralis* mis en expérience, le mâle et la femelle diffèrent par la coloration du ventre, rouge pointillé de noir chez le premier, blanc uni chez le second. En outre, deux lignes longitudinales sombres courent, nettement tracées, tout le long du dos de la femelle, à limites indistinctes sur le dos du mâle. L'action constante d'une température élevée supprime le dimorphisme sexuel, en donnant aux femelles un aspect voisin de celui du mâle : coloration ventrale rouge dépourvue de pointillé, effacement des lignes dorsales. Ce changement de la femelle n'est pas pour elle une acquisition définitive; replacée à la température normale, sa coloration rouge disparaît graduellement, à mesure que se renouvellent les éléments anatomiques de la peau. Néanmoins, et ceci n'est pas le phénomène le moins curieux, la coloration momentanément acquise serait héréditaire dans la mesure où la femelle la possède. Même, il semble qu'elle soit *intégralement* héréditaire, tous les jeunes d'une portée la posséderaient également.

Kammerer aboutit à un résultat exactement superposable avec *Lacerta fiumana*. Le mâle de cette forme a le ventre rouge et la femelle le ventre jaune; sous l'action d'une température élevée, la

1. *Arch. f. Entw. mech.*, 1910.

coloration ventrale devient blanche chez le mâle; elle ne se modifie pas chez la femelle. De même que pour *L. muralis*, replacé dans le milieu thermique habituel, le mâle modifié perd graduellement, à chaque mue, son caractère acquis : celui-ci n'en serait pas moins héréditaire tout le temps qu'il persiste et dans le degré où il persiste.

Ces faits expérimentaux apportent un très intéressant appui à la question de la pérennité des caractères acquis sous l'action réciproque de l'organisme et du milieu, en même temps qu'ils font apparaître sous un jour nouveau les conditions de cette pérennité. Nous y reviendrons dans les conclusions de ce livre.

Les modifications de la température ne déterminent pas seulement des variations de coloris ; leur influence accélératrice ou retardante sur les processus embryonnaires, que j'ai précédemment signalée, comporte parfois de singulières conséquences : *Salamandra atra* vit dans les Alpes à de hautes altitudes, entre 800 et 3.000 mètres ; des œufs émis en assez grand nombre, tous, sauf deux, dégénèrent et constituent un amas nutritif[1] : elle donne, par suite, naissance à deux petits complètement développés, conformés, sauf la taille, comme leurs parents, et dont l'évolution embryonnaire, durant plus de deux ans, s'effectue tout entière dans l'utérus. *Salamandra maculosa* vit à des altitudes beaucoup moindres, elle ne dépasse guère 1.500 mètres; les œufs, conservés

1. Phénomène désigné par Giard sous le nom d'*adelphophagie*.

dans l'utérus, se développent en nombre généralement supérieur à 15, pouvant atteindre 70 environ, mais ils sont expulsés sous forme de têtards dépourvus de branchies et devant mener la vie aquatique pendant assez longtemps. Dans la zone commune d'habitat, le nombre des petits mis au jour augmente légèrement (4) pour *S. atra*, il diminue pour *S. maculosa*. Kammerer[1], en maintenant *S. maculosa* à la température de 12°, détermine la désintégration d'une partie des embryons, ceux qui persistent (2 à 7) naissent à des stades plus avancés qu'à l'ordinaire. Inversement, en plaçant à une température d'environ 30° *S. atra* (température humide), non seulement on accélère considérablement le développement, mais encore on arrête la régression d'un certain nombre d'œufs : dans les conditions de l'expérience, *S. atra* peut donner naissance à une dizaine de têtards munis de branchies.

Or, parvenus à la maturité sexuelle, les adultes issus de ces têtards de *S. atra*, conservent le mode de reproduction dont ils dérivent. L'expérience n'est pas concluante pour *S. maculosa* dont la variation résulte de l'action d'une température relativement basse.

Quoi qu'il en soit, nous remarquerons que l'influence du changement des conditions thermiques sur certaines Salamandres tend à transformer la viviparité en oviparité, puisqu'elle abrège très sensiblement le séjour des embryons dans l'utérus, sans abréger corrélativement l'évolution embryonnaire elle-même. Sous des influences thermiques inverses, la viviparité peut être acquise

1. *Arch. f. Entw. mech.*, 1908.

par d'autres organismes. *Musca corvina* par exemple, la mouche du bétail, constamment ovipare dans le nord de la Russie, est vivipare dans le sud ; une température très élevée, supérieure ou égale à 30°, semble supprimer définitivement l'oviparité. C'est du moins ce qui résulte des observations et des expériences de Roubaud[1] au Dahomey; dans cette région, la mouche ne se reproduit plus au-dessous de 30°, des pupes, et les femelles qui en sont issues, exposées à une température moyenne constante de 22° à 23° sont restées stériles, en dépit d'une abondante nourriture : la viviparité est donc devenue durable.

Nous verrons, dans le chapitre suivant, que des facteurs différents exercent une action analogue sur d'autres organismes. De toutes façons, la preuve semble faite que des changements de température intervenant sur des animaux ayant depuis longtemps dépassé le stade d'œuf, détermine chez eux des variations durables.

4. — Le chaud et le froid agissent-ils de manière différente ?

Dès lors, il devient tout à fait intéressant de rechercher, si l'action des températures basses diffère de celle des températures élevées, relativement à l'organisme considéré, bien entendu. La question n'est pas oiseuse, car, de différents essais, portant sur les Lépidoptères ou sur les Oiseaux, il semble résulter que, si une chaleur modérée ne provoque pas des effets analogues à ceux

1. *C. R. Acad. sc.*, 1911.

d'une température froide, une élévation thermique très forte détermine des variations morphologiques comparables à celles que détermine le froid. Des constatations analogues se font dans le domaine des manifestations physiologiques pures, où l'on voit les animaux se comporter en apparence de la même façon, qu'ils soient excités par le chaud ou par le froid. Au point de vue morphologique, Fischer avance que des chrysalides de *Vanessa antiopa* soumises à une température de 40 ou 42° donnent des papillons très semblables à ceux qui donnent des chrysalides de la même Vanesse qui ont évolué à 0° ; les résultats morphologiques seraient différents si la température n'atteint pas 40°. C'est un fait qu'il faut essayer de comprendre.

Standfuss et Fischer, expérimentateurs rivaux, mais également imbus d'idées originales, se livrent à des comparaisons plus ingénieuses que solides. Suivant eux, l'organisme réagit moins vivement au froid qu'au chaud; de même, une trop grande élévation thermique ralentit les échanges; par suite, le développement des êtres soumis à ces actions s'arrête à un stade ancestral. Au contraire, une quantité de chaleur supplémentaire à la chaleur normale, mais dans de faibles limites, entraîne le développement au delà de sa terminaison normale, et on obtient des formes nouvelles. Fischer applique délibérément ce principe et déclare que, soumises d'une façon intermittente à une température de — 2° ou — 4°, les chrysalides donnent des formes très aberrantes et très rares, renaissance des papillons du miocène, tandis que à 0° les chrysalides se transforment en papillons de la période glaciaire. De telles interprétations dépas-

sent, et de beaucoup, les expériences d'où l'on prétend les tirer. La vieille croyance à l'arrêt du développement équivalant à un retour ancestral ne vaut pas plus pour les Insectes que pour les Vertébrés ; elle vaut si peu, que l'arrêt du développement est, en la circonstance, entièrement hypothétique ; on le cherche en vain, sans le trouver. Rien ne montre qu'une coloration foncée, obtenue par le froid, précède les colorations claires dans la suite des générations. Même, dans la mesure où le développement individuel rappelle le développement de la lignée, l'affirmation contraire paraît mieux appuyée par les faits : si l'on en croit Urech[1], les teintes foncées des ailes des Lépidoptères apparaissent en dernier lieu. D'autre part, si le froid assombrit le plus souvent, il ne produit pas toujours le même effet, témoin les *Vanessa levana*, forme claire, issue de pupes ayant hiverné.

Aucune conclusion ferme ne ressort logiquement des faits qui ne peuvent en aucune façon fournir une connaissance expérimentale quelconque des formes ancestrales : les variations obtenues ne se ramènent à un arrêt de développement qu'à l'aide d'une hypothèse sans fondement et d'ailleurs, il faudrait encore démontrer qu'un arrêt de développement individuel représente nécessairement un stade de l'évolution chez les Lépidoptères considérés. Rien n'est moins sûr. Nous en revenons à constater la production de variations sans épithètes, les unes relevant d'une température froide, les autres d'une température très élevée ; les interactions diffèrent plus ou moins

1. *Zool. Anz.*, 1899.

dans les deux cas, mais la morphologie ne traduit pas nettement la différence.

Si, morphologiquement, le froid et le très chaud se traduisent par des aspects semblables, cela paraît prouver, une fois de plus, que la morphologie ne renseigne pas exactement sur ce qui se passe dans l'intimité de la substance vivante. Dans le cas présent, cependant, certains expérimentateurs admettent que ce que nous appelons froid et ce que nous appelons chaud produisent en définitive un état physico-chimique très voisin, relativement à l'organisme considéré. Ceci serait à discuter et ne semble pas probable a priori.

5. — Modifications de la lumière.

Aux modifications de la température se rattachent étroitement, dans un certain nombre de circonstances, celles de la lumière. On ne parvient pas toujours à les dissocier les unes des autres. Parfois, on isole assez rigoureusement les conditions thermiques, mais il est pratiquement à peu près impossible d'isoler les conditions de lumière.

Dans la lumière, on doit considérer aussi bien la lumière blanche et ses composants que l'absence de toute radiation.

Sur le rôle des différentes parties du spectre (chimique, lumineuse, calorifique), je ne m'étendrai pas. Les expériences relatives aux diverses radiations colorées ont mis en évidence leur action physiologique sur l'activité des échanges, sans qu'il paraisse en résulter la moindre influence au point de vue de l'évolution. Cela ne veut pas dire que cette influence soit nulle, mais

que nos expériences ne parviennent pas à la déceler.

L'effet de l'obscurité commence à être un peu moins mal connu. A l'obscurité on attribue depuis fort longtemps l'apparition de la cécité chez des animaux très divers, Poissons, Batraciens, Crustacés, etc., habitant les cavernes, les conduites d'eau, les grands fonds de la mer, où la lumière ne pénètre jamais. Cependant *tous* les animaux vivant dans ces conditions ne sont pas également affectés de cécité, un certain nombre d'entre eux possèdent au contraire un appareil visuel extrêmement développé. On ne s'explique ce dernier processus qu'en admettant, avec Döflein[1], que les animaux des grands fonds dont les larves se développent en surface conservent leurs yeux, acquièrent même des yeux particulièrement capables de percevoir la lumière la plus faible, tandis que les animaux dont les larves se développent elles-mêmes à l'obscurité perdent complètement la vue. Cette manière de comprendre les faits repose sur une ingénieuse et fort intéressante comparaison. Elle nous conduit en somme à distinguer l'action d'une obscurité absolue de celle d'une obscurité relative. Celle-ci entraînerait un développement considérable, celle-là au contraire une régression des yeux. S'il en était bien ainsi, nous nous trouverions en présence d'une réalisation au moins partielle de l'hypothèse de Lamarck sur l'usage et le non-usage déterminant des modifications héréditaires.

Or, l'hypothèse qui restait encore dans le domaine des probabilités reçoit un commencement

1. *Biol. Centr.*, 1903.

de preuve par l'expérience de Ferronnière sur *Protodrilus schneideri*. Ce Ver polychète possède normalement des yeux gros, tranchant en noir sur un corps jaunâtre, diaphane avec une tête rouge. On place quelques individus à l'obscurité. Après dix mois de séjour, on constate la régression des yeux, devenus très petits, ayant même disparu. Le processus se maintient et s'accentue pour les deux générations successives nées et maintenues en obscurité : les yeux sont plus souvent absents.

Il ne fait donc aucun doute, en tenant compte des interférences possibles[1], que le processus de disparition de l'appareil visuel ne dépende de l'obscurité[2]. On remarque que le processus s'affirme et s'accentue par la persistance de l'action. Ici, comme en d'autres circonstances, l'établissement d'un nouveau système d'échange durable demande un certain temps. L'examen des faits spontanés, que cette expérience éclaire d'un jour singulier, tend à montrer que ce système d'échanges s'établit parfois avec la plus grande lenteur. La taupe circule constamment sous terre. Sauf exceptions rares et toujours accidentelles, elle ne revient jamais au jour; dans tous les cas, le développement des jeunes s'effectue d'un bout à l'autre à l'obscurité. Les yeux de cet animal sont manifestement des organes régressifs, des vestiges

1. L'eau était légèrement sursalée. Le milieu des cavernes constitue également un complexe de facteurs. (Voir sur ce sujet le *Peuplement des cavernes et le Comportement des animaux*, Biologica, 1911.)

2. Le fait que certains animaux (Crustacés, Insectes) seraient lucifuges et aveugles avant d'être cavernicoles n'est pas contraire à ce point de vue, car ces animaux sont déjà obscuricoles sous une autre forme. Au surplus, nombre d'animaux ont été entraînés à l'obscurité, sans être lucifuges au préalable.

qui ne lui permettent vraisemblablement pas de distinguer autre chose qu'une vague clarté. La régression n'est pas encore terminée, puisque, chez l'embryon, l'œil se forme suivant le processus général et ne paraît se distinguer en rien d'un œil devant aboutir à un développement complet.

On tire parfois argument de cette persistance embryonnaire pour nier que l'action seule du milieu puisse produire la régression de l'œil et pour faire appel à « quelque chose », sans préciser autrement. Le déterminisme du phénomène paraît être plus accessible. L'apparition de l'œil chez l'embryon de taupe se ramène très exactement à la question générale des organes rudimentaires sans emploi — ou qui paraissent tels, — chez l'adulte. On peut supposer que ces organes répondent à une exigence du milieu embryonnaire, qu'ils sont liés, par exemple, au jeu des corrélations dont nous parlerons dans un prochain chapitre. On peut également supposer, et plus simplement peut-être, que l'action du milieu n'a pas encore complètement modifié l'organisme, et que la venue de l'ébauche marque une persistance, au moins partielle, de la constitution physico-chimique d'où résulte l'œil dans la lignée, en dépit de la continuité de l'action actuelle. Cette manière de voir repose en particulier sur ce fait que la régression continue probablement encore, du moins dans certaines régions où la taupe tend vers une cécité complète qui réalise sans doute un équilibre stable.

Jusqu'à ce moment, on conçoit qu'un rudiment d'œil, aussi faible soit-il, reste capable de se régénérer sous une action ou une autre, et nous

voyons par là, que si l'usage ou le non-usage déterminent des variations héréditaires, cette action doit s'exercer longtemps, en certains cas, pour aboutir à ce résultat. C'est la *persistance* du milieu, dont la nécessité ressort pour établir certaines formes stables.

L'expérience inverse mériterait d'être instituée. Difficile avec la taupe, chez qui la cécité apparaît en quelque sorte comme accessoire, puisque, d'autre part, elle a acquis un genre de vie peu compatible avec les essais de laboratoire, l'expérience pourrait se faire avec d'autres animaux. Ainsi, *Protodrilus schneideri* modifié par l'expérience correspond à des formes spontanées connues sous le nom de *P. leuckarti.* En plaçant ces derniers dans des conditions inverses, arriverait-on à obtenir une forme voisine de *P. schneideri ?* Avec une série d'animaux des cavernes, voire ceux des catacombes parisiennes, obtiendrait-on la naissance d'un organe de vision ?

Quoi qu'il en soit, l'influence directe de la lumière blanche a été essayée sur les plantes[1] ; les tentatives couronnées de succès, conduisent à comprendre, dans une certaine mesure — et pour les végétaux — le mécanisme de son action. Sous le nom de fleurs *cléistogames*, les botanistes décrivent des fleurs qui ne s'ouvrent pas et dont les pétales imparfaits restent plus ou moins dissimulés sous les sépales. Depuis plusieurs années

1. Les plantes à l'obscurité se comportent de façon variée, suivant les cas particuliers : formation de conidies ou, inversement, avortement des sporanges, surabondance du mycélium et, d'une façon générale, croissance plus rapide.

déjà, des observations et des expériences, telles que celles de Vöchting[1], permettaient de placer sur le compte de l'intensité lumineuse la formation des fleurs cléistogames. En soumettant à des lumières d'intensité très différente des plants de Mouron (*Stellaria media*), Vöchting obtient à volonté des fleurs cléistogames ou des fleurs ouvertes (chasmogames). Cependant, Gœbel pense que l'intensité lumineuse n'intervient pas seule et qu'il faut également mettre en cause des actions dues à la nature chimique du sol ou à son état hygrométrique. Molliard[2], auquel j'emprunte ces renseignements, montre par une expérience très élégante, que ce sont en définitive les échanges même entre les organismes et le milieu qui entrent en ligne de compte, et qu'il peut exister, à cet égard, des substituts plus ou moins nombreux. Ainsi, en remplaçant en partie la lumière fournie à la plante par du glucose, tout se passe comme si rien n'était changé dans la nutrition. Dans un emplacement où n'arrive que la lumière diffuse avec une intensité suffisamment faible, Molliard dispose des cultures de Mouron, les unes sur pierre ponce imbibée d'une solution exclusivement minérale, les autres sur le même milieu additionné d'une solution de glucose à 8 p. 100 : sur la solution purement minérale, les fleurs ne s'ouvrent pas; elles s'ouvrent au contraire largement sur le liquide glucosé. Le glucose, en quantité suffisante, permet à la plante d'effectuer les synthèses nécessaires à son activité, à défaut des synthèses qui s'effectuent sous l'action de la lumière. Cette action nous est ainsi directement démontrée; en outre, nous saisis-

1. *Jahrbuch für wissensch. Bot.*, t. XXV, 1893.
2. *C. R. Acad. sc.*, 1910.

sons en quelque sorte sur le vif le jeu des interférences possibles, des substitutions de facteurs capables de modifier des résultats et d'entraîner à des interprétations erronées. Tout composant du milieu intervient dans le jeu des échanges ; mais telle est la complexité de ces échanges que, suivant les circonstances, ils subissent des modifications semblables ou différentes sous des influences dont l'expérimentateur — et surtout l'observateur — ne soupçonne pas toujours les relations véritables avec d'autres influences pour un organisme considéré. On ne peut douter, en effet, que ce qui est vrai pour tels végétaux ne l'est pas nécessairement pour tous et l'est encore moins pour les animaux.

De toutes façons, on aperçoit ici l'action directe de la lumière dans la production de fleurs cléistogames, production que l'on sait héréditaire pour un assez grand nombre de plantes, chez lesquelles ces fleurs se comportent parfois de façon si particulière. Cette disposition morphologique correspond donc vraisemblablement à un système d'échanges durable chez les plantes considérées. Il serait intéressant de savoir si la cléistogamie, expérimentalement provoquée chez des végétaux qui ne la possèdent pas normalement, est également susceptible de passer d'une génération à l'autre.

6. — L'altitude et le climat.

Température, lumière, état hygrométrique, agissant ensemble dans des conditions infiniment variables, contribuent à constituer le climat. Celui-ci renferme encore bien d'autres éléments,

en particulier l'oxygénation. La nécessité de l'oxygène dans l'état actuel de la vie terrestre n'entre évidemment pas en discussion; mais la quantité de ce gaz dont disposent les organismes subit des modifications sensibles en plus ou en moins, suivant les moments et les lieux. Le plus ordinairement, la quantité d'oxygène est nettement fonction de la pression. Les modifications de cet ordre, purement relatives par conséquent, ne présentent une constance suffisante pour influencer les organismes que lorsque ceux-ci changent d'altitude, descendent de la montagne vers la plaine ou remontent, au contraire, de la plaine vers la montagne. Elles s'ajoutent alors aux modifications de l'éclairement également corrélatives à l'altitude et à d'autres conditions. De nombreuses et probantes expériences ont été instituées par Gaston Bonnier sur des végétaux très divers; il en ressort avec la dernière évidence que des individus acquièrent des caractères nouveaux comme conséquence de leur changement d'habitat. Si, par exemple, on sème sur les hauteurs des graines de Topinambour, la plante qui germe ne ressemble que d'assez loin au Topinambour de la plaine : au lieu d'une plante haute sur tige, à feuilles larges, il pousse une plante sans tige ou presque sans tige, à feuilles relativement étroites. Dans ces modifications, il faut voir, non pas seulement la diminution de l'oxygène, mais aussi des différences de température, d'éclairement, d'un complexe de facteurs qui détermine du reste, dans certains cas, des variations héréditaires.

Dans ce complexe, l'oxygène entre pour sa part, incontestablement, mais il apparaît bien

qu'il n'intervient jamais seul. A cet égard, les expériences instituées par Dewitz[1] ne paraissent guère susceptibles d'une interprétation vraiment générale. Dewitz a fait développer dans un air confiné des pupes de Mouches : les Insectes parfaits sont nés soit munis seulement d'ailes rudimentaires, soit d'ailes morphologiquement normales, mais incapables de fonctionner. Quel rapprochement faire et quelle conclusion tirer? Rapprocherons-nous ces résultats des Insectes parasites dont quelques-uns sont aptères? Il semble bien, en effet, qu'une larve parasite interne, ainsi qu'il se produit fréquemment, soit partiellement privée d'oxygène, tout au moins d'oxygène libre; cependant, un très grand nombre de larves parasites internes donnent naissance à des Insectes munis d'ailes, aussi bien chez les Mouches (Tachinaires) que chez les Hyménoptères (Ichneumonides, Braconides, etc.).

Doit-on placer sur le compte d'un métabolisme diminué la naissance de femelles aptères chez les Lépidoptères[2]? hypothèse pure et qui ne cadrerait pas nettement avec quelques-unes des données sur le déterminisme du sexe. En somme, les expériences de Dewitz, curieuses par elles-mêmes, ne nous fournissent, pour l'instant, aucune indication positive touchant les transformations des êtres vivants. On peut en inférer — et à ce titre elles méritent d'être retenues — que l'absence des ailes, chez des Insectes très divers, ne provient pas nécessairement d'un non-usage

1. *Arch. f. Anat. und Phys.*, 1902.

2. Au dire de Dewitz, le froid pourrait aboutir à l'aptérisme (chez *Polistes gallicus* par ex.) par diminution des échanges.

longtemps continué, mais n'en résulte pas moins de conditions immédiates du milieu.

Infiniment plus précises quant aux résultats et d'une interprétation plus aisée sont les observations et les expériences sur l'influence du climat effectuées à la Réunion par Edmond Bordage[1]. Elles mettent nettement en relief l'hérédité d'un caractère acquis dans le cas des plantes à feuillage caduc ou persistant.

Detmer affirmait, en 1887, sur la foi de Gardner, que les Cerisiers (*Prunus cerasus*) importés à Ceylan y devenaient des arbres à feuillage persistant. Dans la pensée de Detmer, le renouvellement périodique du feuillage résulterait de l'alternance des saisons ; cette périodicité disparaîtrait sous des influences climatériques nouvelles. L'affirmation de Detmer provoqua les objections de Weismann. Celui-ci demandait la preuve que la persistance du feuillage, chez le Cerisier, se perpétue par graines et non par simples boutures. En cette dernière occurrence, en effet, c'est le même individu qui se divise, en quelque sorte, et dont les fragments régénèrent les parties absentes ; or, personne n'a jamais nié l'acquisition de caractères nouveaux, sous l'influence du milieu, chez un individu isolé. Chez les végétaux surtout, organismes en état constant de croissance et de rénovation, l'influence modificatrice du milieu peut se faire sentir durant toute l'existence.

La preuve que réclamait Weismann en 1888, dans le cas particulier de la persistance des feuilles, a été fournie depuis à diverses reprises

1. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 1910.

pour d'autres caractères, et avec d'autres organismes; nous en avons déjà rencontré un certain nombre. Mais il y avait tout spécialement intérêt à la donner quant au feuillage, puisque Weismann admettait comme démontrée l'hérédité des caractères acquis sous l'influence du milieu, s'il était prouvé qu'une graine issue de l'arbre modifié donne naissance à un individu porteur du caractère acquis.

La valeur de cette preuve serait d'autant plus grande, que la persistance du feuillage est accompagnée de certaines dispositions, telles que la présence d'écailles autour des bourgeons, qui sembleraient là tout exprès pour « protéger » le bourgeon pendant l'hiver et qui devraient leur existence à l'intervention d'une sélection active.

Le végétal soumis à l'expérience par Bordage n'est point le Cerisier, qui ne produit pas de fruits à la Réunion[1], mais le Pêcher qui, fort bien acclimaté aux îles Mascareignes et en particulier à la Réunion, donne des fruits parvenant à maturité. On y observe d'une part des Pêchers à feuillage subpersistant, c'est-à-dire qui perdent, à une certaine époque de l'année, une partie de leurs feuilles sans jamais se dépouiller complètement. On y observe d'autre part, à différentes altitudes, des Pêchers à feuillage caduc; mais il s'agit alors d'arbres récemment introduits ou croissant dans des conditions de sécheresse, de froid, de vent peu compatibles avec l'acquisition d'un feuillage persistant.

1. Des recherches bibliographiques et de l'enquête menée par Bordage, il ressort que le Cerisier se reproduit très mal dans les pays chauds et que l'exemple choisi par Detmer était particulièrement mauvais.

Cette acquisition se fait très graduellement. Tous les Pêchers récemment arrivés d'Europe se dépouillent entièrement de leurs feuilles pendant les mois de juin, juillet et août; ils fleurissent en août et septembre, tandis que les feuilles nouvelles font leur apparition. Au cours des années suivantes, on voit se raccourcir graduellement la période pendant laquelle l'arbre demeure dépourvu de feuilles. Ce n'est guère qu'au bout d'une vingtaine d'années que la subpersistance est constituée. Ces arbres possèdent alors simultanément des feuilles anciennes, des feuilles nouvelles, des fleurs et des bourgeons floraux. Une constitution nouvelle s'installe donc lentement, par l'effet constant et prolongé de conditions climatériques nouvelles. Cette constitution nouvelle ne se traduit d'ailleurs pas simplement par la non-caducité d'un organe. A la persistance des feuilles correspondent des modifications morphologiques externes et internes de la feuille en particulier, et de l'arbre tout entier; les feuilles acquièrent une coloration plus sombre; l'épiderme et la cuticule deviennent plus épais; dans le pétiole et les nervures commence à apparaître un tissu de soutien, contrairement à ce qui se produit dans les régions tempérées. De plus, la couche séparatrice de tissu, dont la résorption provoque la chute des feuilles, ne se forme plus simultanément pour toutes les feuilles. La chute des feuilles d'une génération s'espace ainsi sur une longue période, un certain nombre d'entre elles persistent encore quand apparaissent les feuilles de la génération nouvelle. Il va sans dire, en effet, qu'un arbre quelconque ne conserve pas indéfiniment les mêmes feuilles; la

persistance résulte d'un renouvellement partiel et constant. Notons enfin que les écailles « protectrices », bien que se modifiant, puisque l'arbre tout entier se modifie, ne disparaissent pas cependant.

Voici donc le Pêcher transformé, transformation suivie en quelque sorte pas à pas, contrôlée et vérifiée par un expérimentateur qui possède au plus haut degré le sens de la Biologie. Il s'agit maintenant de montrer que la transformation résulte d'un nouveau système d'échanges durables et qu'elle se perpétue en dépit du retour aux conditions anciennes. Il va de soi que tout noyau provenant d'arbres subpersistants semé, soit dans la région où poussent ses parents immédiats, soit dans des régions analogues, donne des arbrisseaux à feuillage subpersistant dès leur naissance. Mais qu'adviendrait-il, si des noyaux étaient semés dans une région à climat tempéré ? L'île de la Réunion présente, à cet égard, toutes facilités : à partir d'une altitude de 1.000 mètres, on rencontre des localités mal abritées contre les intempéries, où le thermomètre, pendant la saison fraîche, descend jusqu'à — 4°, et où tous les arbres fruitiers introduits de France conservent la caducité du feuillage; les Pêchers, notamment, n'acquièrent jamais la subpersistance. Les conditions se présentent aussi favorablement que possible pour tenter une contre-épreuve. Or, si l'on sème dans ces endroits des noyaux fournis par des Pêchers à feuillage subpersistant, ces noyaux donnent naissance à des arbrisseaux chez lesquels la persistance du feuillage se montre tout de suite. A titre de contrôle, on constate que les Pêchers du voisinage se dénudent, cependant,

comme par le passé : la subpersistance dérive donc bien de l'établissement d'une constitution capable de se perpétuer intégralement par hérédité.

Le cas du Pêcher n'est probablement pas isolé; pour nombre d'autres arbres, le feuillage devient également subpersistant; mais il manque la preuve expérimentale que, chez eux aussi, la disposition devient héréditaire.

Tel est ce nouvel exemple de variation entraînant des modifications durables sous l'influence incontestablement du milieu, et l'exemple trouve son application dans les phénomènes spontanés.

Vraisemblablement, dans cette action du climat, la constance de la température intervient pour une part importante. Aussi serait-il intéressant de savoir si un processus analogue serait déterminé par le séjour de certaines plantes dans les régions du globe, où la température reste constamment froide, et si, la persistance se produisant, elle se maintiendrait chez les descendants. J'entends bien qu'il existe des arbres à feuillage persistant, dans des conditions climatériques diverses. La non-caducité des feuilles ne relève pas nécessairement, ou tout au moins exclusivement d'une constance de la température; cette non-caducité s'établit aussi bien pour des Conifères que pour des Dicotylédones soumis à l'alternance des saisons et en dépit de cette alternance.

Sans doute; mais nous restons ici en présence d'un fait expérimental précis, dont l'importance est attestée par les craintes et les aveux de Weismann lui-même. De ce fait expérimental découlent diverses conséquences : les variations morphologiques constatées paraissent bien être les seules qui se produisent; les échanges de l'organisme

végétal avec un certain milieu s'établissent dans le même sens pour tous les individus; on n'observe pas les différences, qui se rencontrent assez souvent d'un individu à l'autre dans d'autres circonstances, où l'influence directe du milieu ne laisse cependant prise à aucun doute; s'il existe quelques divergences, elles résident simplement dans la rapidité plus ou moins grande avec laquelle s'établit le nouveau système d'échanges entre la substance vivante et le milieu. En outre, ce système nouveau d'échanges de l'organisme n'entraîne pas la disparition des parties dont, au dire de quelques-uns, le rôle serait terminé. Si, en effet, les écailles qui entourent les bourgeons jouent véritablement un rôle protecteur, si telle est leur « utilité », résultant de l'intervention d'une sélection active, dans les régions tempérées et durant les périodes de froid, elles devraient nécessairement s'atrophier et disparaître en même temps que disparaît pour les bourgeons le besoin prétendu d'être protégés contre le froid. Or, elles ne s'atrophient pas, et si elles subissent une variation légère, c'est comme contre-coup de la variation générale de la plante. Suivant toute évidence, la persistance du feuillage entraîne une consommation plus grande de matériaux nutritifs, de sorte que certains organes, tels que les écailles, se trouvent réduits à la portion congrue. Quant à leur rôle, soyons persuadés qu'il se trouve dans les phénomènes généraux de l'organisme, et qu'ils n'ont rien à voir avec la protection hypothétique qu'on leur accorde. Bordage fait d'ailleurs remarquer qu'il n'existe aucune relation nécessaire entre la présence d'écailles et la caducité du feuillage.

Nous sommes ainsi ramenés une fois encore à rester en défiance vis-à-vis des interprétations anthropomorphiques de telle ou telle disposition morphologique des êtres vivants. Non seulement aucune finalité ne doit être retenue, mais surtout nous constatons ici clairement que la sélection naturelle, dont on fait état, ne doit pas être considérée comme une entité agissante, mais comme l'expression d'un fait constaté après coup. L'action directe du milieu intervient seule, quel que soit le nom dont on l'appelle.



CHAPITRE VIII

L'ALLOTROPHIE ; LE MILIEU BIOLOGIQUE

1. — Qu'est-ce que l'allotrophie ?

Sous le terme d'*allotrophie*, Giard[1] a rassemblé les divers phénomènes relatifs au changement de régime alimentaire chez les animaux. Un tel changement se produit assez fréquemment sous des influences diverses : il est le corollaire obligatoire de certains autres changements de milieu. Passant d'une eau salée à une eau douce, de l'eau douce à l'eau salée, de l'eau à l'air, etc., l'être vivant perd sa nourriture habituelle et se trouve contraint d'en adopter une autre. L'allotrophie devient, dans ce cas, un facteur interférent, capable, nous l'avons vu, de fausser les expériences, et capable aussi de mettre obstacle à l'adaptation, dans les phénomènes spontanés.

Mais l'allotrophie n'est pas fatalement facteur interférent; elle intervient parfois seule. Elle peut dériver alors, dans des cas fréquents, d'une disette plus ou moins accentuée; chez nombre d'Insectes lépidoptères, elle résulte des circonstances de la ponte, les femelles étant parfois entraînées à déposer leurs œufs à distance de la plante nourricière. L'alternance des saisons impose quelquefois une sorte de dimorphisme ali-

1. *Intermédiaire du Biologiste*, 1897-1898, p. 132.

mentaire; c'est ainsi que les poneys d'Islande mangent, en hiver, de la morue salée; les Mouettes de Shetland (*Larus argentatus*), granivores en été, se nourrissent de poisson en hiver; les chenilles d'un Lépidoptère (*Alispa angustella*) dévorent, en été, les feuilles du Fusain (*Evonymus europaeus*) et s'attaquent aux fruits en automne. Le changement de milieu proprement dit intervient dans d'autres cas, ainsi les chenilles de *Lasiocampa quercus* vivent sur le Chêne (*Quercus robur*) dans le Midi, tandis qu'elles vivent sur les Bruyères (*Calluna*) en Ecosse.

Fréquemment, on se trouve réduit aux conjectures les plus vaines, car l'allotrophie résulte très souvent de conditions que nous ne sommes pas en mesure d'apprécier. Qui n'a vu des Chiens happer des larves de Hannetons ou poursuivre des Guêpes avec acharnement? Si l'on peut admettre que les Guêpes constituent un mets sucré, il ne semble pas qu'il en soit de même pour les larves de Hannetons. Que penser dans un cas comparable à celui que rapporte Giard : les larves d'un Diptère syrphide (*Melanostoma mellina*), qui se nourrissent exclusivement de Pucerons, s'attaquent parfois aux Mouches adultes : or, si les larves en question possèdent une certaine vivacité des mouvements, elles doivent néanmoins, étant dépourvues d'ailes, se mouvoir avec rapidité pour saisir un Insecte ailé. A quelle influence extérieure obéit le Syrphide?

Supposer un « caprice » revient à envisager la question sous une forme anthropomorphique, sans avancer vers sa solution; émettre l'hypothèse d'un retour ancestral n'est qu'une défaite sans

valeur. Ne vaut-il pas mieux parler plutôt d'une variation individuelle non morphologique dont le déterminant externe reste à trouver? Ainsi, loin de fermer la porte aux recherches, on pose le problème sur un terrain précis.

Le problème immédiat ne consiste pas, d'ailleurs, à trouver la cause de l'allotrophie, mais à rechercher si l'allotrophie constatée détermine ou non des phénomènes évolutifs ; il sera temps ensuite de remonter la série des questions. Au point de vue qui nous préoccupe actuellement, il convient de distinguer des animaux *polyphages* et des animaux *monophages* (à régime exclusif).

La polyphagie ne présente pas toujours le même degré : un animal strictement phytophage, mais qui accepte plusieurs sortes de plantes, est dit polyphage aussi bien qu'un animal omnivore. Il ne s'agit pas d'une distinction purement oiseuse ; elle a, pour nous, son importance quant au choix d'un matériel expérimental. Ce n'est cependant pas sous ce jour assez spécial qu'elle est envisagée d'ordinaire : on se demande laquelle a précédé l'autre, de la polyphagie ou de la monophagie.

Pictet tend à considérer comme primaire la monophagie, pour cette raison que les Lépidoptères polyphages lui paraissent plus « variables » que les Lépidoptères monophages. C'est admettre implicitement que le régime alimentaire détermine des variations morphologiques nombreuses. Mais si cette conclusion *a priori* se trouve vérifiée *a posteriori*, il est purement arbitraire d'en tirer argument sur l'ordre de succession des régimes alimentaires. La « variabilité », sur laquelle se fonde Pictet, se ramène à la simple

constatation d'une diversité de formes d'origine inconnue; or, si rien ne défend de croire au régime exclusif de telles ou telles lignées caractérisées par une certaine forme, rien non plus n'autorise à mettre sur le compte de la nourriture des différences plus ou moins appréciables. Chez nombre de Lépidoptères polyphages (*Pieris brassicae*, *Arctia caja*), la diversité des dessins et des contours ne dépasse pas, j'ai pu m'en assurer, l'ampleur des variations individuelles dues, non pas nécessairement à la nourriture, mais à l'intervention d'une modification de tel ou tel autre composant du milieu. Inversement, tel Lépidoptère, *Zygaena occitanica*, que je connais bien, qui vit exclusivement sur une Légumineuse (*Dorycnium suffruticosum*), d'autres Zygènes, non moins monophages présentent des différences individuelles considérables comme amplitude, et nombreuses comme variété.

Au surplus, ne nous dissimulons pas que cette question de phylogénèse alimentaire ne présente qu'un intérêt restreint; tous les cas se doivent rencontrer, aussi bien la monophagie succédant à la polyphagie, que celle-ci succédant à celle-là. A prendre les phénomènes tout au début, il apparaîtrait bien que le nombre limité des organismes existants limitait également la diversité des régimes. Mais à remonter aussi haut, nous risquons de perdre pied sans profit. En fait, la question ne se pose que pour des cas particuliers, et on ne remonte jamais très haut. Nos constatations se bornent à savoir qu'il existe des animaux polyphages et d'autres monophages et qu'à ces deux modes principaux d'alimentation correspondent certaines dispositions morphologi-

ques adéquates, telles que la forme des dents et la constitution du tube digestif chez les Mammifères. Sont-ce des dispositions résultant de l'action directe du milieu alimentaire ? possèdent-elles une valeur évolutive ? C'est ce que nous devons précisément rechercher.

2. — L'allotrophie et la pigmentation.

Au seuil de la recherche, l'élimination s'impose de transformations momentanées, d'un changement de coloration chez des animaux, adultes ou non, sous l'influence de la nourriture. Souvent, les pigments que renferment les matériaux nutritifs absorbés se logent sous les téguments; la couleur de ceux-ci se modifie suivant les substances ingérées. La plupart des chenilles dans le jeune âge, quelques-unes même tout près de leur métamorphose, changent de couleur en changeant d'aliment. Poulton indique que les chenilles d'*Agrotis pronuba* prennent une teinte brune, quand on les nourrit avec des côtes de choux sans pigment; Conte et Levrat montrent que les chenilles d'*Attacus orizaba* ou celles de *Bombyx mori* auxquelles on donne des feuilles trempées dans divers colorants affectent la même teinte, leur soie même est colorée. L'expérience est susceptible d'application pratique, car la couleur ainsi obtenue résiste davantage que la couleur directement appliquée.

Bien d'autres animaux présentent un phénomène analogue. Parmi les Mollusques, *Lamellaria perspicua* qui vit aux dépens des Tuniciers, *Doris tuberculata* qui dévore les Eponges changent de coloration suivant la teinte du pig-

ment que renferment les victimes. Parmi les Crustacés, diverses Idotées, Isopodes marins, passent alternativement du brun au vert ou du vert au brun, suivant qu'elles vivent sur une Algue brune ou sur une Algue verte.

En aucun cas, les pigments ainsi absorbés ne confèrent à l'animal une coloration durable; l'organisme les élimine peu à peu comme de simples déchets, de sorte que l'aspect ne persiste que dans la mesure où l'alimentation continue à renfermer des pigments de même nature. Pour ce qui est plus spécialement des chenilles, le pigment disparaît au cours de la métamorphose, le papillon n'en subit aucun contre-coup. Il ne peut donc être question de voir dans ces faits la moindre variation évolutive. L'animal ne change pas plus, quant à sa constitution interne, que si sa peau était badigeonnée avec un pinceau. Cette pigmentation fugace est comparable, en somme, très exactement à une déformation mécanique.

Elle ne présenterait donc aucun intérêt au point de vue qui nous occupe, si l'on n'avait cherché à donner une signification à la propriété que possède l'animal d'acquérir la coloration de son substratum. Dans cette homochromie variable on a voulu voir un moyen de défense; la possibilité de modifier l'aspect extérieur au gré des pigments ingérés dériverait, par conséquent, d'une sélection active. Les faits rentrent ainsi directement dans l'étude du transformisme, telle que nous la pratiquons ici.

Evidemment, l'identité de coloration dissimule à certains yeux le prédateur fixé sur sa proie, et la dévorant. L'homme distingue aussi mal une chenille verte sur une plante d'un vert analogue,

qu'un Mollusque paré des pigments d'un Tunicier ou d'une Eponge sur ce Tunicier ou sur cette Eponge. Mais, remarquons-le, l'homochromie, chez les Mollusques tout spécialement, doit se modifier constamment, passer du jaune au rouge, au brun et vice versa, suivant la couleur de la victime du moment. Or, l'élimination de l'ancien pigment et l'ingestion du nouveau demandent un certain temps. Par suite, pendant une période variable, mais toujours relativement longue, la couleur du Mollusque tranche vivement sur la couleur de son support, Eponge ou Tunicier. Les phénomènes sont exactement semblables lorsqu'une Idotée se transporte d'une Algue brune sur une Algue verte ou inversement. Loin de s'établir d'emblée, l'homochromie demande plusieurs heures pour devenir aussi parfaite que possible. Durant le laps de temps qui s'écoule, l'animal perd son « moyen de défense »; il le perd également pendant ses déplacements.

Ce n'est pas tout encore. Lorsque l'homochromie existe entre un être vivant et un substratum inerte, on peut croire que la dissimulation, parfaite relativement à certains yeux — surtout à ceux de l'homme —, entraîne avec elle une protection efficace. Le substratum inerte n'ayant lui-même aucun ennemi, nulle confusion ne pourra s'établir. Mais cette confusion ne se produira-t-elle pas précisément, quand le substratum est un animal? Le prédateur que le pigment dissimule n'est pas le seul ennemi de la victime; or, rien ne cachant ni ne protégeant celle-ci, le Mollusque, en dépit de son homochromie, se trouve exposé à subir le sort de l'animal dont il fait sa proie.

Au surplus, l'interprétation de cette homochromie n'est-elle pas, ici comme ailleurs, strictement anthropomorphique? N'est-ce pas seulement aux yeux de l'homme que l'animal échappe plus ou moins? Si bien dissimulé par l'homochromie que nous paraisse un être vivant quelconque, il semble toutefois n'en retirer aucun avantage réel. Des expériences actuellement en cours indiquent déjà avec netteté, en effet, que les parasites s'attaquent à une proie, la découvrant sans se laisser tromper par une identité de couleur, soit que leur vue possède une acuité spéciale, soit que d'autres sens les dirigent.

Ainsi, dans les cas signalés et d'autres analogues, les changements de régime se réduisent en somme à un changement de la couleur par substitution de pigments; ils ne déterminent aucune modification des échanges qui puisse aboutir à une variation évolutive.

3. — Les variations évolutives par allotrophie.

Tous les changements de régime alimentaire n'ont pas des conséquences à ce point limitées. L'observation des faits se joignant à l'expérience montre surabondamment l'influence souvent très grande des aliments sur les transformations des êtres vivants. Voici le *Larus argentatus*, dont l'estomac deviendrait plus ou moins corné en été, sous l'influence du régime granivore; voici encore les deux formes de *Lasiocampa quercus* qui diffèrent par leur coloration, corrélative à leur nourriture, la Bruyère pour l'un, le Chêne pour l'autre.

Ces dispositions morphologiques se perpétuent

dans la suite des générations, comme se maintient le régime qui les a fait naître. Aucune expérience n'a été tentée pour rechercher si elles résisteraient à la disparition de leur déterminant externe. Mais d'autres essais sur un matériel différent permettent de dire que si celles-ci spécialement ne fournissent aucune indication, les variations par allotrophie sont néanmoins durables.

L'expérimentation, à vrai dire, rencontre d'assez grandes difficultés, car les animaux ne se prêtent pas toujours à un changement de nourriture. Pictet s'est heurté à cet écueil au cours de ses expériences sur divers Lépidoptères. Mises en présence d'une nourriture nouvelle, les chenilles s'en accommodent parfois assez mal, et les élevages comportent un sérieux déchet. Mais les survivantes donnent des descendants moins rebelles, et l'accoutumance s'accroît dans la suite des générations. Les résultats ne manquent pas d'intérêt à divers points de vue; nous retiendrons, entre autres, ceux qui ont été obtenus avec *Ocneria dispar*. Ce papillon présente, comme particularité, un *dimorphisme sexuel* très accusé; le mâle est plus petit, de coloration plus sombre que la femelle. Sur l'origine de cette particularité nous ne possédons aucune donnée valable; elle ne vaudrait pas d'être signalée ici, si elle ne tenait une grande place dans les interprétations des auteurs. Quant à son régime alimentaire, *O. dispar* vit normalement sur le Chêne ou le Bouleau, Pictet le nourrit soit avec des feuilles de Noyer, soit avec des feuilles de Sainfoin. Or, à mesure que les générations successives s'habituent à ce régime nouveau, les variations morphologiques — coloration des ailes en l'occurrence

— s'accentuent; elles consistent en un éclaircissement des teintes. Mais ces variations, d'après Pictet, manquent de durabilité; dès la quatrième génération, quoique rien ne soit modifié dans l'alimentation, les papillons marquent une tendance à retourner vers la forme primitive, puis, suivant les expressions de l'expérimentateur, ils la dépassent et vont en sens inverse. Cette marche en sens inverse de la variation manquerait de clarté, si l'on ne nous disait aussitôt que la nutrition détermine la venue de formes ancestrales, « surtout chez les espèces dimorphes ». Le dimorphisme sexuel domine toute l'interprétation d'expériences, d'ailleurs fort intéressantes. Certains auteurs admettent, en effet, que dans les « espèces dimorphes » la femelle représente la forme ancestrale. La femelle, pense-t-on, ne varie pas ou varie très faiblement; peu active par essence, elle demeure en place, de sorte que les modifications extérieures l'atteignent difficilement. Les mâles, au contraire, extrêmement actifs, se transportent d'un lieu à l'autre; les occasions de subir les influences extérieures nouvelles se multiplient donc pour eux. Cependant si le dimorphisme sexuel se réduisait à cette explication un peu simple, il devrait être absolument général, et ce n'est pas le cas, tout au moins dans la mesure où les deux sexes présentent des différences morphologique considérables.

Quant à l'activité relative des sexes donnant ou ne donnant pas prise à une sélection hypothétique, elle ne joue certainement aucun rôle, car elle n'est marquée d'une façon nette que dans certains cas très spéciaux. Et d'ailleurs, cette différence d'activité n'existe à aucun degré chez les

chenilles par l'intermédiaire desquelles s'établissent les variations de l'Insecte ailé. Ces raisons, et beaucoup d'autres encore, empêchent de considérer une forme femelle comme une forme ancestrale. Mais certains esprits acceptent d'autant mieux cette manière de voir que, s'accordant avec d'autres interprétations, elle correspond à tout un système. Dans ce système, les régimes nouveaux imposés aux chenilles constituent une alimentation bonne ou mauvaise. Si elle est mauvaise, en vertu de la croyance à « l'arrêt de développement », dont il a été question dans le précédent chapitre, il n'en peut résulter qu'une forme moins évoluée. Par suite, si l'on nourrit *Ocneria dispar* avec une alimentation considérée comme mauvaise pour lui, tel le Noyer, les mâles tendent à prendre le type ancestral, c'est-à-dire le type femelle, les femelles, à leur tour, varient, mais on ne dit pas vers quel ancêtre elles se dirigent. Le Sainfoin constituerait, au contraire, pour *Ocneria dispar* une bonne alimentation, les femelles varient, elles « évoluent » vers le type mâle; mais on néglige de dire ce que deviennent les mâles.

Si j'insiste sur ces interprétations, grâce auxquelles les variations paraissent tourner dans un cercle, c'est qu'elles enlèvent aux expériences les mieux conduites la majeure partie de leur intérêt. D'aucuns, peut-être, trouvent-ils curieuse cette oscillation fatale entre la forme mâle et la forme femelle; dans cette interprétation, je ne vois pour ma part qu'une méconnaissance grave des faits les plus concluants. Traduisant, sans nous payer de mots, les résultats expérimentaux de Pictet, nous nous rendons très exactement

compte que du passage d'une nourriture à une autre résultent d'incontestables variations. Ressemblent-elles à ceci ou à cela? En matière de ressemblance, les interprétations se meuvent toujours dans un cadre fort élastique; mieux vaut ne pas se prononcer, si la similitude ne permet pas des rapprochements véritables. En l'occurrence, ces rapprochements n'aboutissent pas à une conclusion bien ferme, ils conduisent à supposer une tendance vers la forme ancestrale. Cette hypothèse ne s'appuyant sur aucune donnée précise, ne nous en inquiétons pas autrement : l'organisme envisagé varie, il varie corrélativement aux modifications du système d'échanges, c'est tout. Les constatations morphologiques n'autorisent pas à qualifier ces variations. Par contre, elles montrent jusqu'à l'évidence qu'aux modifications d'un système d'échanges ne correspond pas toujours rapidement une modification morphologique durable. L'aspect change avec les générations, et ces changements traduisent les variations intimes que subit l'organisme : ils les traduisent, tout au moins en partie, assez pour nous montrer qu'il n'existe certainement aucun hiatus véritable entre les variations des échanges de la substance vivante. Liées les unes aux autres par voie de continuité, leur extériorisation ne s'établit pas constamment et revêt parfois l'aspect discontinu; ce n'est pas ici tout à fait le cas, puisque diverses formes intermédiaires apparaissent. Toutefois, ces oscillations ont un terme; il semble bien que l'organisme ne pourrait, sans inconvénient grave, passer indéfiniment et sans arrêt d'un système d'échanges à un autre; un système d'échanges

durable s'établit au bout d'un laps de temps plus ou moins long.

J'entends que certains voudront voir dans cette expérience le type de la « fluctuation », l'oscillation entre deux extrêmes morphologiques. Je n'y contredis pas, étant fermement persuadé, après examen des faits, que les différences entre les divers modes de variation tiennent à une simple apparence et qu'elles sont essentiellement toutes de même nature. Cela est si vrai que des organismes très semblables ne se comportent pas nécessairement de la même façon dans des circonstances analogues. Si les générations successives d'*O. dispar* oscillent parfois et semblent fluctuer avant de durer, il arrive que d'autres lignées varient dans un sens unique et deviennent assez vite durables. Pictet lui-même rapporte l'expérience, où des chenilles d'*O. dispar*, dont les parents avaient vécu sur le Noyer pendant deux générations, ont donné des papillons présentant la modification acquise, bien que nourries elles-mêmes sur le Chêne — milieu antécédent. Deux générations suffisent donc, en l'occurrence, pour produire sans oscillations préalables une variation morphologique durable.

Ainsi, les variations deviennent héréditaires vite ou lentement et toute généralisation unilatérale conduirait fatalement à l'erreur. La comparaison même des expériences l'indique. Tout à l'heure, la durabilité, au moins momentanée, se produisait, pour certaines lignées d'*Ocneria dispar*, à la troisième génération; elle peut s'établir plus rapidement encore, dès la première génération, celle-là même qui subit l'allotrophie. Tel est

du moins l'enseignement qui sort de l'expérience décisive de Marchal à laquelle j'ai déjà fait allusion : en 1881, les Robiniers (*Robinia pseudo-acacia*) furent attaqués par une Cochenille de forme inconnue jusqu'à cette époque. Comparée aux formes cataloguées, elle parut suffisamment différente de chacune d'entre elles pour mériter d'être décrite sous le nom spécial de *Lecanium robiniarum*. On se trouvait donc en présence d'une « espèce nouvelle », prenant rapidement une assez grande extension pour nuire aux plantations Robiniers. Nul ne songea ou n'osa dire que cette « espèce nouvelle » tombait subitement du ciel, et les entomologistes pensèrent tout d'abord que le *L. robiniarum*, morphologiquement assez différent de toutes les autres Cochenilles, dérivait sans doute d'une « espèce » exotique qui, fortuitement introduite en Europe, avait subi une adaptation nouvelle et acquis un aspect corrélatif. Diverses raisons ayant conduit à écarter cette hypothèse, une seule explication valable demeurait, celle de l'adaptation d'une Cochenille européenne anciennement connue à des conditions de vie nouvelles. Tenant compte des analogies existant entre *Lecanium robiniarum*, parasite de l'Acacia, et *Lecanium corni*, parasite du Pêcher, P. Marchal supposa que le premier dérivait du second, que la différence de forme dépendait de la différence des matériaux nutritifs. C'était admettre implicitement l'allotrophie comme facteur des variations ; il s'agissait d'en donner une preuve expérimentale. L'expérience fut démonstrative : de nombreux *Lecanium corni* récoltés sur des Pêchers furent placés sur un rameau de Robinier ; ces Insectes

ayant pondu, de jeunes larves naquirent, puis se répandirent sur l'arbre. Parmi ces larves, un petit nombre seulement purent aboutir à leur développement complet; mais celles-là se transformèrent au bout d'un an en Insectes parfaits, présentant d'emblée, et sans intermédiaire, le facies définitif de *L. robiniarum*.

Ici, le système nouveau d'échanges s'est établi au cours du développement dès la première génération; en passant du Pêcher au Robinier, la Cochenille s'est modifiée, même définitivement, car on ne peut faire suivre à ses descendants la marche inverse. Si l'on place, en effet, sur le Pêcher des Cochenilles provenant du Robinier les larves meurent à l'une ou l'autre phase de leur développement : le seul individu parvenu à l'âge adulte mourut sans avoir pondu.

Cela ne veut pas dire que jamais des individus de la forme *Lecanium robiniarum* ne pourront vivre sur le Pêcher; mais suivant toute vraisemblance, ceux qui supporteront le retour au milieu ancestral ne récupéreront pas exactement la forme de leurs ancêtres. On trouve, parmi les faits spontanés, des indications du même ordre : *Vanessa urticæ* et *V. polychloros* sont deux organismes assez peu différents par leur aspect extérieur, pour que l'on soit tenté d'admettre que l'un des deux dérive de l'autre ou qu'ils dérivent tous deux d'une souche commune. Ce qui les distingue surtout, en dehors de quelques détails morphologiques, c'est précisément la différence de nourriture. *V. polychloros* vit sur l'Orme, *V. urticæ* vit sur l'ortie : ne constituerait-elle point des variations d'origine allotrophique? Or, si, avec Pictet, on nourrit des chenilles de *V.*

polychloros avec des feuilles d'Ortie, on obtient des papillons qui se rapprochent infiniment de *V. urticæ*. Suivant toute vraisemblance, il existe une parenté très étroite entre les deux; mais la variation est suffisamment durable pour que l'identité de nourriture ne ramène pas la similitude des formes. Remarquons d'ailleurs qu'il serait intéressant, au point de vue général, de procéder à l'essai inverse, c'est-à-dire de nourrir avec des feuilles d'Orme des chenilles de *V. urticæ*.

En dehors de ces variations à traduction morphologique durable, l'allotrophie entraîne, mais non chez les Insectes, des modifications dans le mode de reproduction. Cónte[1], en cultivant un Nématode (*Rhabditis monohystus*), obtient à volonté des individus ovipares ou vivipares. Sur colle de pâte, le Ver expulse, au début, des œufs non éclos, mais très développés, puis des jeunes éclos. Sur peptone, l'oviparité est de règle, les œufs sont rejetés dès le début de la segmentation.

Quel est exactement le facteur agissant? On ne peut invoquer un réflexe d'expulsion pour les ovipares, car, précisément, le nombre d'œufs est sensiblement moindre chez ceux-ci (6 à 8) que chez les vivipares, où il dépasse 100. La quantité relative de nourriture intervient peut-être. Conte remarque, en effet, qu'un autre Nématode, *Diplogaster longicauda*, normalement ovipare sur un milieu nutritif abondant, devient vivipare, à mesure que le milieu s'épuise. N'en est-il pas de même pour *R. monohystus*,

1. *Ann. Univ. Lyon*, 1902.

la colle de pâte étant, relativement à lui, moins nutritive que la peptone?

Il ne semble pas, dans tous les cas, qu'on parvienne à fixer l'un ou l'autre mode, les Vers dont il s'agit passant de l'oviparité à la viviparité et inversement, suivant le milieu sur lequel ils vivent.

Quoi qu'il en soit, l'ensemble des faits que je viens de rapporter prouve du moins que l'allotrophie ne doit pas être négligée en tant que facteur de variations héréditaires. Si les faits sont encore peu nombreux, leur valeur démonstrative ne laisse prise à aucune discussion sérieuse. Mais, ainsi que nous l'avons vu tout à l'heure, l'allotrophie ne paraît pas s'imposer aux êtres vivants de la même manière que les autres incidences externes. A part les changements de milieu qui peuvent être joints à un changement de nourriture, on se demande à quelle influence obéit vraiment tel ou tel animal, quand il transforme son régime alimentaire. Ces transformations sont indéniables, peut-être même sont-elles fréquentes; nous en savons assez sur les facteurs qui régissent le comportement des animaux, pour pouvoir repousser une interprétation finaliste, aussi bien que le hasard ou le caprice; mais nous en savons trop peu pour apprécier en toutes circonstances les déterminants immédiats et leur enchaînement[1].

1. A l'étude du régime alimentaire se rattache la très importante question de la sexualité. Dans l'état actuel de nos connaissances, la prédétermination du sexe, en dehors des actions externes, ne paraît plus soutenable, et il n'est pas absurde d'admettre un lien étroit entre les variations de nourriture et l'apparition d'un sexe. A

4. — Le milieu biologique.

L'allotrophie se rattache assez intimement aux facteurs biologiques proprement dits. Les interactions des êtres vivants entraînent vraisemblablement, dans certaines circonstances, des modifications du régime alimentaire.

Que les êtres vivants agissent à tout instant les uns sur les autres, cela ne fait, semble-t-il, aucun doute. Cette interdépendance apparaît comme une nécessité à quiconque observe attentivement. Les plantes, en effet, et les animaux qui vivent dans un district n'ont pas seulement entre eux des relations de simple voisinage, ils puisent, directement ou indirectement, aux mêmes sources les matériaux nutritifs ; ainsi sont à chaque instant soulevés des conflits qui se déroulent et se résolvent généralement sans bruit. Tout individu devient un composant du milieu par rapport à son voisin, non seulement par les substances qu'il enlève ou qu'il rejette, mais aussi par tout ce que comporte sa présence même. Les conditions varient incessamment, parfois à un degré si faible que les organismes n'en sont pas sérieusement affectés, parfois, au contraire, avec une intensité telle que le système des échanges en subit un contre-coup.

Expérimentalement, nous ne possédons aucune

vrai dire, ce phénomène. se range parmi les plus complexes de la Biologie; à côté de faits qui paraissent assez convaincants, d'autres sont peu nets, et l'on doit se demander si l'action externe déterminante se lie exclusivement à un facteur d'apparence aussi simple que l'abondance d'aliments ou la famine. Je ne puis entrer ici dans l'examen de cette question qui dépasserait l'étendue même de ce volume.

donnée positive en ce qui concerne les animaux et notre connaissance à cet égard se réduit à une hypothèse vraisemblable reposant sur des probabilités.

Pour ce qui est des végétaux, une observation biologique bien faite, qui équivaut exactement à la meilleure expérience, montre, dans une certaine mesure, cette interaction des êtres vivants. Elle est due à Massart et consiste à suivre l'évolution d'une forêt [1].

Au moment où, complètement venue, elle va être coupée, une forêt de Hêtres se compose d'arbres très semblables entre eux ; leurs troncs élevés se terminent en cimes. Sur le sol, vivent à peu près exclusivement quelques Mousses et quelques Hépatiques. La forêt une fois abattue, sa régénération traverse des phases variées. La disparition des arbres en mettant le sol à découvert, d'une part supprime l'atmosphère humide qu'ils maintenaient et d'autre part expose les Mousses à une lumière intense, aussi, après quelques mois, disparaissent-elles purement et simplement; la modification du milieu à la fois trop rapide et trop intense ne détermine pas, pour elles, une adaptation quelconque. Mais sur ce sol dénudé, riche en matières nutritives par suite de l'accumulation, pendant plusieurs années, des débris végétaux tombent des graines diverses apportées par le vent ou par les animaux ; nombre d'entre ces graines germent et se développent dans les meilleures conditions. Ce sont des plantes herbacées, ce sont des Ronces, des Genêts, des Sorbiers, des Saules, des Trembles, des Peupliers blancs, des

1. *Rec. Inst. bot. Léo Errera*, VII *bis*, Bruxelles, 1910.

Bouleaux, des Aunes, etc., formant un ensemble de petites plantes poussant dru, en même temps que de petits Hêtres issus de graines tombées de baliveaux laissés de place en place pour reconstituer la forêt. Cette période herbacée dure un certain temps ; mais, progressivement, les plantes ligneuses deviennent arbustes, et Genêts, Saules, Bouleaux, prédominent, tandis que les plantes basses, de plus en plus privées de lumière et de matériaux nutritifs, meurent successivement. Pendant ce temps, les jeunes Hêtres qui ont, dès l'abord, poussé lentement croissent avec une rapidité de plus en plus grande ; au bout d'une vingtaine d'années, ils dépassent les Saules et les Bouleaux. Ceux-ci maintenant cessent de grandir, le feuillage des Hêtres ne laissant passer qu'une lumière insuffisante : à leur tour, ils disparaissent en même temps que disparaissent les dernières plantes basses et les derniers arbustes. Bientôt, les Hêtres seuls survivent, ainsi que quelques Chênes et quelques Frênes qui grandissent suffisamment pour recevoir la lumière nécessaire. Le sous-bois se réduit au minimum.

Ainsi se manifeste l'interdépendance des végétaux. Les uns par rapport aux autres ils modifient leurs conditions d'existence et parfois les rendent telles que la vie ne peut plus se maintenir pour certains d'entre eux. Des phénomènes analogues se produisent sans aucun doute chez les animaux. Toutefois, les relations diffèrent pour ceux qui se déplacent avec le plus de facilité ; ceux-là ne subissent pas l'action du milieu de la même façon que les plantes ; un changement extérieur met en jeu à leur égard

des tropismes variés, des attractions, des répulsions qui les entraînent ici ou là, ayant pour résultat aussi bien de les soumettre à des influences nouvelles que de les ramener vers des influences accoutumées. De l'interaction des animaux et des plantes ont vraisemblablement résulté et résultent encore dans une mesure appréciable de véritables changements de milieu sous une forme ou une autre. Sans doute, tous les êtres ne sont pas modifiés par les interactions, ceux qui le sont traduisent ou non, morphologiquement, leur variation, quant à ceux qui périssent ils ne sont évidemment plus à considérer.

C'est ainsi qu'en dehors de toute expérience nous nous représentons les phénomènes. Cette influence réciproque des êtres nous apparaît comme jouant un rôle, plutôt, comme ayant joué un rôle prépondérant dans la dispersion des êtres à la surface du globe. Concurrence vitale, si l'on veut ; telle est, en effet, la concurrence vitale, et non pas la lutte proprement dite, non pas la « survivance du plus apte », locution dont le sens échappe complètement, si on la comprend autrement que comme la constatation pure et simple d'un résultat. Lorsque, à tort, on la considère comme facteur agissant, elle masque l'intervention réelle d'influences extérieures, l'adaptation à un milieu que déterminent les êtres eux-mêmes en se multipliant abondamment dans telle ou telle station. Bien que nous soyons réduits aux hypothèses quant aux faits en particulier, les données actuellement acquises ne nous autorisent pas moins à considérer ces hypothèses comme vraisemblables, sans nous permettre de préciser et de retracer les phénomènes dans leurs détails.

Parmi ces phénomènes, quelques-uns peuvent être soumis à l'épreuve de l'expérience, pour d'autres l'état actuel de nos connaissances limite la recherche à la constatation simple, d'autant plus que l'interaction des êtres se montre complexe et diverse dans ses effets. D'ailleurs, à cette interaction se joignent des facteurs, certainement nombreux, qui échappent actuellement à notre analyse. Si, en effet, on s'explique qu'une agglomération trop grande en un lieu ait pu avoir pour conséquence, non pas une simple dispersion, mais de véritables changements de milieu et des variations consécutives, on comprend moins bien les faits de symbiose et ceux de parasitisme, quant à leurs déterminants immédiats.

Relativement à ceux-ci, on se représente souvent l'enchaînement des phénomènes d'une façon assez simpliste. La symbiose constituerait la première étape, l'élément du parasitisme. Par transitions ménagées on passerait du mutualisme strict dans lequel les associés font échange à égalité, au commensalisme dans lequel l'association procure aux parties des avantages inégaux. Entre le commensalisme et le parasitisme externe la distance serait réduite ; ensuite on imaginerait sans peine tous les intermédiaires reliant le parasitisme externe au parasitisme interne.

En dépit de sa simplicité, cette vue ne doit correspondre que de très loin à la réalité. Que parfois se produisent des transformations de cet ordre, rien ne s'y oppose en principe, mais que cette succession de phases soit nécessaire, on éprouve quelque peine à le concevoir. Vraisemblablement, le parasitisme s'établit d'une façon plus simple en apparence, quoique peut-être plus

complexe en réalité. Nous en ignorons tout. Ici, comme ailleurs, l'aveu de notre ignorance, loin de décourager, doit au contraire entraîner à la recherche, et à la recherche expérimentale.

Quoique l'observation pure, même l'observation biologique bien menée, ne paraisse pas pouvoir conduire à une connaissance suffisante des processus, cependant tout un ensemble de données nous mettent actuellement en mesure de considérer le parasitisme sous ses diverses formes, comme une conséquence immédiate du « milieu biologique ». Malgré tout, en dehors de l'expérience, nous n'apprendrons probablement rien de positif.

L'expérience, d'ailleurs, nous montrera également le mécanisme des transformations subies par les êtres vivant à l'état de parasites. Les effets de ce genre de vie nous sont connus, et pour certains nous sommes en mesure d'en apprécier le processus. La régression des organes chez le parasite — les organes des sens, le tube digestif, la chlorophylle, les membres, etc. — répond bien au facteur lamarckien d'usage ou de non-usage lié à la persistance de l'action. Par contre, l'apparition d'organes, tels que les ventouses, les crochets, le développement insolite des organes génitaux répondent à un processus complètement ignoré et dont on ne peut se faire qu'une très vague idée. La complexité des phénomènes de parasitisme est d'ailleurs augmentée dans certains cas où le parasite effectue son cycle évolutif dans plusieurs hôtes différents. Rappellerai-je l'histoire de certaines Douves qui se développent dans un Mollusque, vont s'enkyster dans un autre et prennent leur forme adulte chez un Vertébré?

Rappellerai-je qu'outre ces divers états parasitaires, existent les états de vie libre permettant le passage d'un hôte à l'autre ? Cette déconcertante complexité demande une analyse expérimentale délicate, précise, et nous ne devons pas nous leurrer de l'espoir d'aboutir dès les premiers essais.

Pour l'instant, nous apercevons seulement les résultats, nous constatons les effets. Que ces effets aient acquis la valeur d'une constitution héréditaire, on n'en saurait douter, au moins pour quelques-uns d'entre eux. A côté des cas, en effet, où la modification ne résiste pas à un changement de milieu, tel le Trypanosome du sang des Vertébrés qui acquiert la forme *Herpetomonas* en dehors de l'hôte, on doit considérer ceux où le cycle évolutif comprend une phase de vie libre : cette phase n'existerait évidemment pas, s'il n'intervenait un phénomène héréditaire. Mais, si la continuité des formes dans les lignées s'établit pour le parasite, il n'en advient pas toujours de même pour l'hôte.

Les effets morphologiques si nets, si instructifs à divers égards, qui résultent, par exemple, de la castration parasitaire, demeurent évidemment de nul effet quant à l'évolution des êtres. Cependant, on en retire cet enseignement, d'une incontestable utilité, que l'action morphogène d'un parasite n'est pas simplement une action locale, qu'elle met en jeu les échanges généraux de l'être dans certaines conditions. Cette action morphogène, si bien étudiée par Giard dans le cas de la castration, ne doit cependant pas être considérée comme strictement individuelle et, par suite, comme nécessairement liée à la destruction,

tout au moins à la mutilation des glandes génitales, Certains faits, montrent, sans discussion possible, qu'un parasite détermine certaines variations morphologiques, alors qu'il a élu domicile fort loin des appareils sexuels. Ces faits ressortissent aux végétaux : chez les Composées, dont les capitules possèdent normalement des fleurs en tubes entourées d'une couronne de fleurs en languette, on observe parfois, soit la multiplication, soit la disparition de ces fleurons ligulés. Le cas se présente avec une fréquence relative pour *Pulicaria dysenterica*, cette Radiée si commune le long des chemins. Nous ne pouvons pas nier qu'une modification de cet ordre se retrouve spontanée et héréditaire chez les Composées, dont les unes n'ont que des fleurons en tubes, les autres des fleurons en languettes et les troisièmes une association des deux sortes de fleurons. Or, pour *P. dysenterica*, la transformation des capitules dépend d'un Insecte coléoptère, *Baris analis*, qui se développe dans l'appareil souterrain de la plante [1]. La modification provoquée serait-elle héréditaire pour *P. dysenterica*, comme elle l'est pour d'autres Composées? C'est ce que l'expérience pourrait montrer aisément, puisque les graines arrivent à maturité ; mais l'expérience n'a pas été tentée.

Ici, comme toujours, l'interaction du parasite et de l'hôte est directe, et l'on entrevoit la possibilité, pour cette interaction, de se traduire par une disposition morphologique, non seulement chez l'individu, mais encore dans sa lignée. Ce qui est possible chez les végétaux — dont la croissance

1. MOLLIARD, *Revue Gén. de Bot.*, 1905.

ne se termine pour ainsi dire qu'à la mort — ne l'est pas moins chez les animaux, mais d'une manière différente. Lorsqu'un parasite abandonne un hôte, il laisse souvent après lui une modification que les médecins nomment *immunité*[1] ; dans tous les cas, il influe nettement sur la progéniture par action indirecte, et parce qu'il modifie le milieu dans lequel se développent les embryons. Les descendants de paludiques, de syphilitiques, etc., dérivent d'interactions de cet ordre. Ce sont elles que traduisent d'une façon concrète les aspects des embryons d'un Mollusque gastéropode marin, *Littorina rudis*, lorsqu'un Protozoaire, *Protophrya ovicole*, vit dans l'utérus du Mollusque, où les embryons se développent[2]. Fréquemment, quand les jeunes parviennent à la forme adulte, on constate des modifications dans le mode d'enroulement, les tours de spire ne sont plus contigus, la Littorine se déroule. Le parasite, par le simple jeu de ses échanges, a transformé le milieu dans lequel évolue les embryons : quelques-uns de ces derniers acquièrent un système d'échanges compatible avec la vie, ils sont nettement adaptés, et extériorisent les modifications physico-chimiques par le déroulement de leur coquille. Bien d'autres ne parviennent pas à acquérir un système d'échanges compatible avec la vie, l'insuffisance de leur nutrition détermine des êtres chétifs, peu viables. Ceux-ci ne comptent pas pour l'évolution. Quant aux jeunes Littorines à coquille déroulée, ne pourraient-elles pas devenir l'origine d'une lignée? En d'autres circonstances, chez d'autres Mol-

1. Ou son contraire, l'*anaphylaxie*.

2. CÉPÈDE, *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1910.

lusques, le déroulement existe comme disposition durable ; sans lui attribuer comme origine l'action d'un agent analogue à celui qui intervient chez la Littorine, on peut cependant penser qu'il répond à des conditions assez voisines. On sait, en outre, que le déroulement accidentel, tératologique, se rencontre chez divers Gastéropodes, chez le *Helix*, en particulier.

Ainsi, sous l'action du parasitisme interne, des variations sont produites chez l'hôte, et il n'est pas absurde de les considérer comme évolutives.

En dehors de la réunion de deux êtres — symbiose pure ou parasitisme étroit, — le milieu biologique comporte des groupements d'êtres semblables, sorte de symbiose à membres extrêmement nombreux. Ces « sociétés » reconnaissent, sans aucun doute, des origines diverses ; ainsi nous avons eu l'occasion de montrer, chemin faisant, que la convergence de larves de même forme vers un même lieu tenait parfois à une influence d'apparence fort simple, à l'état hygrométrique, que même les mouvements d'ensemble de cette « association » répondaient nettement à des causes actuelles, immédiatement perceptibles. On ne risque point de faire une hypothèse ridicule en inférant de ces résultats expérimentaux que les diverses « sociétés » animales reconnaissent une origine de même ordre.

Il serait excessif de dire que les groupements ne se maintiennent que par l'intervention constante du même milieu ; on doit penser, au contraire, que l'état grégaire persiste en dehors du milieu déterminant.

Quelle que soit son origine, si, considérant

le groupement déjà constitué, nous nous demandons quelle influence exerceront les uns sur les autres les divers individus qui le composent, sur ce point l'expérience n'apporte aucun document, sous aucune forme. Il semble même que l'observation biologique, fût-elle conduite par un Lubbock, se réduise à de stériles constatations. Cependant, dans la supposition — et l'hypothèse n'est pas gratuite — que les groupements de cette sorte renfermaient à l'origine des individus tous semblables entre eux, les différences actuellement existantes résulteraient de l'association, de l'interaction des individus. Qu'il s'agisse de Fourmis, d'Abeilles, de Guêpes ou de Termites, pour citer les plus connus, les individus membres de ces sociétés divergent physiologiquement dans deux, trois, quatre directions, et leur divergence physiologique se traduit d'ordinaire dans leur apparence extérieure. Ces formes diverses présentent comme phénomène particulier de n'être point héréditaires chacune à chacune, mais d'exister, cependant, d'une façon constante dans chaque génération.

La même femelle donne des œufs, d'où sortiront des individus diversement différenciés. Or, nos connaissances permettent de penser, en ce qui concerne les Abeilles tout au moins, que la différenciation tient, à chaque génération, à des causes purement actuelles. Cela revient à dire, et l'on saisira toute l'importance de ce fait, que les œufs issus d'une femelle ne sont pas prédéterminés dans telle ou telle direction, avant même d'être pondus. Comment ne pas voir dans ces faits le résultat de l'interaction des êtres agglomérés, une conséquence de la vie en commun,

conséquence qui assure la pérennité des adaptations constatées. A ces conclusions, l'expérience conduit directement avec la plus rigoureuse logique.

L'intérêt ne réside pas seulement dans la connaissance du déterminisme des sociétés animales. N'oublions pas que toutes nos spéculations, toutes nos recherches se ramènent en définitive à essayer de connaître l'homme. Et non pas seulement l'être physique, possédant certaines dispositions anatomiques avec un certain fonctionnement physiologique ; mais encore, et surtout, l'être vivant avec ses semblables, agissant sur eux et subissant leur influence. Quelle différence essentielle relèvera-t-on entre la société — les sociétés — humaine et les autres sociétés animales ? Essentiellement, les faits sont exactement du même ordre et la différence que l'on observe ne peut être qu'une différence de degré. Les rapports s'établissent d'eux-mêmes pour qui sait regarder, et d'une façon extrêmement étroite. Bien entendu, il ne s'agit en aucune manière de retrouver dans les phénomènes sociaux, les équivalents, les homologues de dispositions morphologiques constatées ailleurs. C'est une entreprise puérile que celle qui conduit à ces jeux de mots sans portée. Une certaine école nous y a dès longtemps habitués ; s'ingéniant à superposer les différenciations sociales aux différenciations organiques, elle cherche dans un groupement humain le cerveau, le poumon, les vaisseaux, etc. Cessons ces jeux de mots et comprenons que l'étude d'une société animale ne consiste pas à retrouver dans cette société, et en dépit de l'évidence, les parties observées dans un organisme isolé, pas même dans une

autre société. Cette étude consiste simplement dans l'emploi constant et judicieux d'une méthode d'analyse, la méthode éthologique d'observation directe, appuyée sur l'expérience qui permet de rechercher les causes, actuelles ou anciennes et les effets de ces causes dans chaque cas particulier. Très certainement, nous serons conduits à trouver des analogies, des convergences, entre les divers groupements, pour cette simple raison que des conditions analogues peuvent déterminer des résultats analogues. Mais aux convergences s'opposent nécessairement des divergences, car le milieu biologique varie et les actions interférentes varient également. La comparaison à établir entre les diverses sociétés ne tient donc pas lieu de méthode de recherche, mais elle sera, bien au contraire, l'aboutissant de la recherche permettant d'éclairer les faits sans, pour cela, identifier les incompatibles [1].

2. Un excellent essai dans ce sens, *Esquisse d'une Sociologie*, est du à Waxweiller (Institut Solvay, 1906).



CHAPITRE IX

CROISEMENT ET VARIATION

A l'étude des actions qui résultent du milieu biologique, se rattache étroitement l'étude du conflit entre l'ovule et le spermatozoïde (amphimixie). La mise en contact de deux masses protoplasmiques, issues de deux individus distincts semble, en effet, devoir constituer pour chacun d'eux un milieu spécial provoquant de vives interactions. Dans ce conflit réside en partie la théorie de Weismann, pour qui toute variation stable, se perpétuant dans une lignée, provient d'une modification de la substance germinale. Si Weismann concède que les influences externes sont capables de provoquer des variations, il croit que celles-ci sont contenues en germe dans les éléments sexuels et qu'elles doivent leur extériorisation aux hasards de l'amphimixie. Des variations diverses ainsi produites, les unes disparaîtraient, les autres se maintiendraient par l'intervention d'une sélection active.

Dans ce qu'il a d'exclusif le point de vue ne soutient pas l'examen. Mais, considérée à titre épisodique, comme l'une des sources possibles de variations, l'amphimixie mérite qu'on s'y arrête. Rien n'interdit d'imaginer que la fécondation entraîne le mélange de deux protoplasmes, et que ce mélange est suivi d'interactions

moléculaires, d'interactions avec l'extérieur, différentes des interactions de même ordre dont était le siège le protoplasme des progéniteurs. Sans qu'il intervienne aucun autre facteur, cette interaction de deux substances vivantes ne suffit-elle pas à déterminer des variations si légères soient-elles ?

On l'a cru longtemps, et rien ne dit qu'il n'en soit pas effectivement ainsi, en un certain nombre de cas. Lorsque, dans une lignée, dont les membres s'accouplent constamment avec des éléments étrangers plus ou moins différents[1], on suit telle ou telle disposition morphologique, on constate que cette disposition ne se reproduit pas nécessairement de façon exactement comparable d'une génération à l'autre. C'est ce que l'on observe, tout particulièrement dans l'espèce humaine. J'ai sous les yeux la description généalogique et quelques radiographies des mains de divers membres d'une famille dans laquelle la brachydactylie existe depuis longtemps ; l'anomalie se retrouve à chaque génération, mais, chaque fois, avec des aspects sensiblement différents[1]. Le cas n'est certainement pas isolé.

Sans doute, en dehors même du croisement, de nombreux facteurs ont pu intervenir ; on est cependant en droit de supposer l'amphimixie capable de donner à elle seule des individus modifiés et faisant souche de descendants semblables à

1. On désigne aujourd'hui indistinctement sous le nom de métis ou d'hybrides les individus issus du croisement de deux êtres différents à un degré quelconque. Pendant longtemps on a réservé le nom d'hybrides aux individus stériles résultant du croisement entre deux êtres « d'espèce différente ».

2. VIDAL. *Bull. de l'Acad. de Méd.*, 1910.

eux. La preuve décisive nous en est fournie chez les plantes où, en dehors de toute autre intervention, le croisement donne naissance à une forme nouvelle. Ainsi, *Medicago falcata*, portant des fruits incurvés, croisée avec *Medicago sativa*, portant des fruits trois fois enroulés sur eux-mêmes, donne une Luzerne dont les fruits très recourbés ont une forme intermédiaire entre celle des fruits des deux parents. Cette modification de forme constitue une variation évolutive, qui se maintient dans la lignée, si l'on a soin de féconder entre eux des individus semblables.

Des variations de cette nature offrent à tous égards un très grand intérêt ; les êtres qui les ont subies, se trouvant à leur tour soumis à telle ou telle influence, acquerront des systèmes d'échanges manifestement différents de ceux qu'acquerront, sous la même influence, les individus constitués comme l'un ou l'autre des progéniteurs

Les faits précis de cet ordre, que l'expérience ou l'observation biologiques permettent de relever, ramènent à la vérité scientifique les croyances anciennes sur les effets de l'hybridité. Les anciens voyaient dans le Chacal le produit d'un Loup et d'une Hyène, et dans la Marmotte celui d'un Blaireau et d'un Singe. Plus près de nous, Cuvier admettait la possibilité de croisement, avec production de formes stables, entre animaux assez voisins, entre « espèces » d'un même « genre », pour employer son langage fixiste.

Si l'on s'en tient aux résultats de l'expérience et de l'observation directe, l'apparition de formes nouvelles par voie de croisement est un fait, mais il s'en faut qu'il se rapporte à un cas général

au point de vue durabilité. Au contraire, racontés en langage mendélien, c'est sous un jour tout différent qu'apparaissent les résultats d'un croisement. Les faits expérimentaux de G. Mendel montrent que très souvent tout semble se passer comme si les produits sexuels n'agissaient nullement l'un sur l'autre, comme s'ils se juxtaposaient simplement et se développaient isolément, chacun pour son compte, conservant chacun son individualité. A s'en tenir aux apparences, on serait presque tenté de décomposer l'individu en une série de « caractères » indépendants les uns des autres et se comportant différemment dans l'association qu'est l'accouplement. Réduits à eux-mêmes, les faits ne paraissent laisser prise à aucune contestation essentielle ; mais on doit se demander seulement, si les interprétations en cours ont tenu compte de tout le contenu de ces faits.

Au point de vue qui nous occupe, deux questions se posent et doivent être résolues : dans l'hypothèse mendélienne, le croisement est-il source de variations évolutives d'une façon générale ou simplement exceptionnelle ; s'oppose-t-il au contraire à la variation, indique-t-il tout au moins, d'une façon quelconque, la très grande rareté des variations évolutives ? Examinons de près quelques résultats expérimentaux.

Les conditions de l'expérience résident essentiellement dans le choix du matériel, tous les croisements ne donnant pas le même résultat. On choisit donc des plantes ou des animaux assez semblables, présentant cependant des différences sensibles ; on note soigneusement ces différences qui deviennent autant de « caractères » dis-

tinctifs. Dans le cas le plus simple, deux plantes diffèrent par un seul « caractère ». Choisissons deux pois, par exemple, qui se distinguent seulement par la forme des graines, *ronde* pour l'un, *anguleuse* pour l'autre ; pratiquons la fécondation artificielle, de façon à ce que le pollen d'une plante soit déposé sur le stigmate de l'autre, mais en évitant toute autofécondation ; le sens du croisement n'a aucune importance. Que vont être les produits ?

Contrairement à ce que l'on pourrait supposer, la forme des hybrides n'est pas intermédiaire entre celle des deux parents ; l'une masque l'autre. Suivant le terme consacré, on dit que l'un des caractères est *dominant*, l'autre *récessif*. Ici, la forme ronde « domine » la forme anguleuse ; les hybrides issus du croisement auront *tous* des graines rondes.

Mais la descendance de ces hybrides présentera à la fois des individus à graines rondes, d'autres à graines anguleuses, et cela, dans une proportion définie, à la seule condition que les hybrides de la première génération soient strictement soumis à l'autofécondation — ou se fécondent entre eux, s'il s'agit soit d'animaux soit de plantes dioïques. Dans l'exemple choisi, la deuxième génération donnera environ, sur 100 graines, 25 anguleuses et 75 rondes. Les graines anguleuses, reproduisant le caractère dominé à l'état de pureté, donneront indéfiniment, dans les conditions ordinaires, des plantes à graines anguleuses. Quant aux 75 graines rondes, 25 d'entre elles donneront des plantes à graines rondes qui possèdent le caractère dominant et ne possèdent pas le caractère dominé, leurs rejetons seront

constamment semblables dans les conditions habituelles. Les 50 autres graines rondes sont hybrides ; pour employer le langage en cours, tandis que les autres ne renfermaient qu'un caractère, soit le dominant, soit le dominé, elles renferment à la fois le caractère dominant et le caractère dominé. Semées, ces graines donneront à nouveau trois formes de plantes : un quart à graines anguleuses pures, un quart à graines rondes pures, une moitié d'hybrides, et ainsi de suite dans la série des générations.

On résume généralement le produit des générations successives d'hybrides, par la formule suivante, dans laquelle D et R représentent respectivement le caractère dominant et le récessif, chaque individu étant représenté par deux éléments sexuels, un mâle et un femelle :

$$DD + 2\ DR + RR$$

Les produits des accouplements resteraient constamment dans les limites de cette formule, à quelques unités près. DD et RR sont des produits purs, donc stables, DR sont des produits hybrides dont la disjonction continue. Et il en irait ainsi, d'après la théorie, quel que soit le nombre des générations, sans que jamais apparaisse la moindre modification morphologique, sans que jamais on obtienne d'autre forme que celle de l'un ou l'autre des deux parents. Quelquefois, cependant, les hybrides de première génération présentent soit un aspect intermédiaire entre les deux progéniteurs, soit un aspect un peu différent ; c'est ainsi qu'en accouplant des volailles noires avec des volailles blanches,

on obtient des volailles à plumage bleu ardoisé. Mais celles-ci ne constituent point une forme stable, le changement reste superficiel; car, si l'on accouple entre elles ces volailles ardoisées, on observe la disjonction constante du blanc et du noir. De même avec certaines plantes, telles que *Mirabilis jalapa* à fleurs blanches et *M. jalapa* à fleurs roses, on obtient des individus de première génération dont les fleurs ont une couleur intermédiaire entre le rose et le blanc. Cette couleur ne constitue pas davantage une modification stable. En aucun cas, que l'on se place ou non au point de vue mendélien, on ne saurait donc parler de variation évolutive par croisement de deux formes, voisines d'aspect, différant par un seul « caractère ».

Lorsque l'hybridation s'effectue entre formes différant par deux caractères au moins, il apparaît des formes stables qui affectent toutes les apparences de variations. Croisons, en effet, deux formes de Pois, l'une à *fleurs blanches* et à *gousse étranglée*, l'autre à *fleurs rouges* et à *gousse renflée*: les hybrides de première génération portent des fleurs rouges et des gousses étranglées; en langage mendélien, chaque progéniteur possède donc, relativement à l'autre, un caractère dominant et un caractère dominé, mais ce détail n'a aucune importance quant au résultat. Ce qui importe, c'est le nombre des combinaisons possibles et la nature de ces combinaisons. Morphologiquement, ces combinaisons sont au nombre de quatre : *Fleur rouge + gousse étranglée — Fleur rouge + gousse renflée — Fleur blanche + Gousse étranglée — Fleur blanche + gousse renflée*, dont deux

affectent un aspect nouveau : Fleur rouge + gousse étranglée et Fleur blanche + gousse renflée ; l'association couleur des fleurs et forme de la gousse a subi une interversion par rapport aux progéniteurs. L'étude des lignées montre que les combinaisons sont en réalité au nombre de neuf : dans chacune des associations, en effet, coexistent soit le caractère pur — soit au contraire le dominant et le dominé. Désignant par *F* les fleurs rouges (dominantes), par *f* les fleurs blanches (dominées), par *G* les gousses étranglées (dominantes), par *g* les gousses renflées (dominées), nous obtenons la série suivante :

Fleur rouge + gousse étranglée.	**FF GG** Ff GG FF Gg Ff Gg
Fleur rouge + gousse renflée.	FF gg Ff gg
Fleur blanche + gousse étranglée.	ff GG ff Gg
Fleur blanche + gousse renflée.	**ff gg**

La forme *fleur rouge + gousse étranglée* se trouve représentée par quatre séries de plantes dont une seule (FFGG) renferme les deux caractères dominants, tandis que les autres sont hybrides soit pour un caractère (forme de la gousse (FFG*g*) ou couleur de la fleur (F*f*GG), soit pour les deux caractères (F*f*G*g*). Sauf la première, aucune des autres ne présente de stabilité. Les deux formes : *Fleur rouge + gousse renflée* et *Fleur blanche + gousse étranglée* renferment chacune une association stable qui sont les formes originelles et un hybride instable. Dans le groupement FFGG, d'une

part et *ffgg*, d'autre part, chacun des caractères se trouve à l'état pur. L'expérience montre que ces deux sortes de plantes donnent indéfiniment des descendants semblables à elles, dans les conditions habituelles.

Enfin, si l'on croisait des êtres différant entre eux par trois caractères ou un plus grand nombre[1] on obtiendrait dans la descendance des associations stables de caractères donnant aux êtres qui en sont porteurs une apparence nettement distincte de leurs progéniteurs. Cela semble bien rentrer dans le cadre de la variation et de la variation vraiment évolutive, puisque les formes obtenues se perpétuent dans les lignées.

Parmi les naturalistes ou les praticiens qui attribuent aux phénomènes mendéliens une très grande portée générale, quelques-uns se rendent exactement compte que ces variations ne peuvent être, à leur point de vue, des variations évolutives à proprement parler. Mais beaucoup d'autres, tout en se plaçant au même point de vue, n'hésitent pas à mettre en parallèle l'hybridation et les conditions extérieures, concluant nettement en faveur du croisement, considéré comme « facteur de varia-

1. Un calcul très simple permettrait de prévoir approximativement le résultat d'un croisement quelconque. Dans le cas ci-dessus envisagé, où les êtres diffèrent par 2 couples de caractères, on aboutit à la formule suivante. Considérons chaque caractère indépendamment, la 2e génération donne : $\frac{1}{4}$ FF pur, $\frac{1}{4}$ *ff* pur et $\frac{1}{2}$ F*f* hybride, soit FF + 2F*f* + *ff*; de même on a GG + 2G*g* + *gg*. En multipliant l'un par l'autre ces deux trinomes, on obtient: FFGG + 2 FFGG + *ff*GG + 2 FFG*g* + 4 F*f*G*g* + 2 *ff*G*g* + FF*gg* + 2 F*fgg* + *ffgg*. Pour 3 couples de caractères, il suffit de multiplier ce résultat par le troisième trinome. On obtiendrait le résultat de l'expérience quant au nombre des formes et à leur quantité relative.

tions évolutives[1] ». On ne peut pas accepter une telle manière de voir. Dans la variation évolutive véritable, on assiste à la transformation plus ou moins importante d'un organe ou d'une partie quelconque de l'être qui change vraiment, tant dans sa morphologie que dans sa physiologie. Le croisement au sens mendélien, au contraire, détermine non pas une transformation, mais une substitution ; tout se passe comme s'il s'établissait un échange de parties entre deux êtres, sans que ces parties elles-mêmes subissent de modification d'aucune sorte. Sans doute, l'échange effectué, les deux êtres ont acquis un aspect nouveau, le couplage des parties n'est plus le même, mais ces parties conservent dans la nouvelle combinaison toutes les propriétés qu'elles avaient dans l'ancienne. Si nombreuses que puissent être les combinaisons aboutissant à des formes stables, il ne s'agira jamais que d'interversion, sans qu'il soit intervenu le moindre changement essentiel. Les êtres « nouveaux » obtenus s'intercalent constamment entre les êtres originels dont ils reproduisent les dispositions morphologiques diversement combinées. Ce ne sont point là des variations individuelles, puisqu'elles se propagent dans la lignée ; ce ne sont pas davantage des variations évolutives, puisqu'il n'y aurait que l'illusion du changement. Ces interversions mériteraient assez bien le nom de « fixisme kaléidoscopique » Nulle comparaison ne paraît plus capable, en effet, d'exprimer le sens véritable des variations par croisement au

1. J. Battner. *Wie züchte ich Neuheiten und edle Rassen von Gartenpflanzen.* Francfort a. O., 1909.

sens mendélien : chacun des morceaux du kaléidoscope conserve indéfiniment le même aspect, leur nombre reste indéfiniment le même, ils font simplement échange de place; sous la variété des images, persistent essentiellement des matériaux immuables. Au point de vue physico-chimique, sans contester aucun des faits sur lesquels s'appuie le mendélisme, il reste que, dans certaines circonstances, le croisement donne des produits stables différents des progéniteurs. Ces descendants, sous des influences diverses, peuvent devenir le point de départ de variations évolutives.

2. — Variation et variabilité.

Les faits de descendance des hybrides appellent à nouveau notre attention sur la variabilité des êtres vivants. Cette variabilité, constatée comme un fait, est l'un des éléments du transformisme darwinien. Et ne paraissait-elle pas évidente, puisque, sur un ensemble d'individus semblables on relevait de nombreuses différences, puisque, à chaque génération, les membres d'une lignée présentent des formes diverses ? Nillson, nous l'avons vu, s'est efforcé de montrer que dans le premier cas, la variabilité apparente résultait du simple mélange de formes parfaitement distinctes et donnant des lignées pures ; en outre, les cultures pédigrées des hybrides tendent à réduire à de très modestes proportions la variabilité dans les générations. On ne peut douter que souvent, très souvent peut-être, cette variabilité apparente se ramène au simple effet d'une « disjonction d'hybrides ». Les horticulteurs, les éleveurs en général ne s'étaient point avisé, jusqu'à ces derniers temps,

que la désolante variabilité, qui paraissait s'opposer à la « fixation » de certaines formes utiles à leur commerce, traduisait simplement des hybridations anciennes. Le même phénomène se produit avec fréquence chez les animaux domestiques et les plantes cultivées, car, depuis plusieurs siècles déjà, le croisement a été considéré comme l'un des moyens de « perfectionner » ou d' « améliorer » des « races ». L'expérience prouve, sans discussion possible, que la stabilité des produits ne résulte pas précisément du procédé, d'autant moins que les croisements se multiplient et se compliquent en tous sens.

Ce qui se produit pour les êtres domestiqués se passe nécessairement aussi à l'état spontané. Nous ignorons le degré de fréquence de l'hybridation dans la nature, mais nous en savons assez pour affirmer son existence. Divers observateurs ont noté, chez les Mollusques, l'accouplement d'*Helix nemoralis* avec *H. hortensis* ou *H. aspersa* avec *H. vermiculata* et, d'autre part, la variabilité d'*H. nemoralis* a été souvent constatée en diverses régions. De même, on a vu l'accouplement de *Clausilia* avec *Pupa*. De même aussi, les colorations diverses, blanches, noires, jaunes, panachées de toutes manières des *Purpura lapillus* ressortissent vraisemblablement à un phénomène analogue, ainsi que, chez les Insectes, *Zygœna ephialtes* avec *Z. filipendulœ*, *Lycœna alexis* avec *L. adonis*, divers *Pieris* entre eux ; des exemples semblables ont été relevés chez les Oiseaux. Les botanistes, de leur côté, mettent sur le compte de l'hybridation la diversité si gênante des *Mentha*, des *Rubus*, etc.

De cet ensemble de données, ne retire-t-on pas l'idée générale que la variabilité des êtres vivants n'est certainement pas aussi grande en réalité qu'en apparence? Entendons-nous. C'est la variabilité *spontanée* des êtres vivants qui paraît avoir suggéré à Darwin le principe de la sélection naturelle. Et, véritablement, l'instabilité des hybrides donne l'impression d'une variabilité *spontanée* considérable. Cette spontanéité entraîne avec elle, comme corollaire, l'idée, fortement imprégnée de finalisme, que les êtres vivants portent en eux une « tendance à varier ». Très nettement exprimée par Darwin et ses successeurs, cette idée n'est peut-être pas absente des spéculations de Lamarck, quoique sous une forme un peu différente et à un degré beaucoup moins accusé. On en retrouve la très nette expression dans de tout récents ouvrages où la « tendance à la variation » devient même un caractère héréditaire[1].

A vrai dire, cependant, en se plaçant au point de vue strict des causes actuelles, il n'est pas impossible de comprendre et d'expliquer l'extrême variabilité, sans faire appel à une tendance téléologique. Certes, quelle que soit la complexité du milieu — et nous la savons extrêmement grande — la variabilité, pour quelques-uns, dont je suis, devenait presque gênante par son excès. Pour la vraisemblance même de nos explications, il n'est donc pas sans intérêt de connaître l'exacte signification de cette prétendue variabilité: la sélection, sans doute, perd un excellent point d'appui, mais la précision y gagne fort heureusement.

1. Godlewski. *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechannik betrachtet.* 1910.

Est-ce à dire que toute possibilité de varier soit maintenant refusée à l'être vivant ? Les adeptes d'un mendélisme intransigeant ne craignent pas de l'affirmer. A les en croire, les plantes comme les animaux obéissent à une hérédité inéluctable ; leurs « caractères » se perpétuent indéfiniment dans les lignées, toujours identiques à eux-mêmes, quel que soit leur groupement. Les faits expérimentaux n'autorisent pas une pareille conclusion. Par ce qu'ils expliquent clairement qu'une excessive variabilité n'était qu'une illusion, par ce qu'ils montrent certains aspects de l'hérédité, ils ne s'ensuit nullement que la variabilité, dans des proportions plus faibles, n'existe point, ni que « l'hérédité ne puisse être forcée » dans certaines circonstances.

Prévoir la descendance d'un couple connu à l'aide d'une formule très simple n'implique pas une réalisation nécessaire de la prévision ; la formule ne tient compte que d'une seule variable — le couple initial — et suppose constant l'ensemble des contingences. Or, parmi les contingences, les facteurs externes ne semblent pas dénués d'importance, ainsi qu'on a pu s'en convaincre en parcourant les précédents chapitres. Leur influence ne saurait être éliminée, même si l'on concède aux « caractères » une valeur absolue et que l'on prétende voir en eux autant d'entités dont le protoplasme serait serti comme de perles. Toutes les variations résultant des interactions du complexe organisme $\times$ milieu, et résultant incontestablement de ces interactions, portent sur l'un quelconque des « caractères » de l'organisme envisagé. Les interactions ne changent pas ce caractère de place, mais elles le

modifient dans son aspect, parce qu'elles provoquent une transformation profonde et générale d'un ensemble que l'on décompose arbitrairement. Le caractère transformé n'était pas moins héréditaire avant sa transformation que tous ceux qui se perpétuent sans changement, — parce qu'il ne se présente pour eux aucune raison de changer. Victimes des formules et des mots, bien des esprits, parmi les meilleurs, se refusent à admettre tout ce qui ne se représente pas par un symbolisme tout à fait concret. Le mal atteint parfois une telle acuité que l'on en vient à vouloir réduire les faits aux formules, impuissant que l'on devient à reconnaître que la formule ne traduit que très approximativement les faits.

Et ceci n'est pas une inutile digression. Outre les faits évidents de variation sous l'influence des causes actuelles, les expériences sur l'hérédité, instituées en se plaçant au point de vue mendélien, montrent bien que, même dans les cas où les caractères paraissent se disjoindre comme s'ils étaient isolés, tout ne se passe pas avec la régularité d'une formule algébrique. Parmi les expérimentateurs qui ont étudié la dominance ou la récessivité des caractères, plusieurs — et Mendel lui-même — ont reconnu que le même caractère n'était pas toujours dominant ou toujours récessif. Davenport, tout récemment, en croisant des volailles ordinaires avec des volailles dites sans croupion[1], a reconnu que le caractère « sans croupion » ne se montre pas toujours dominant. Ce fait, pour le vulgaire,

1. *Carnegie Institution of Washington*, et *The American Naturalist*, 1910.

signifierait peut-être qu'un caractère n'est pas une entité, dominante ou récessive par essence, et qu'il peut survenir telle circonstance capable d'apporter un changement notable à cet égard. Mais telle est la foi de certains mendéliens, que cette explication, en accord avec la logique des phénomènes, ne saurait prévaloir pour eux. Un caractère dominant, affirment-ils, reste toujours dominant, jamais il ne devient récessif — et vice versa; mais il arrive quelquefois que la dominance est affaiblie et que l'affaiblissement va jusqu'à l'absence de dominance. Le caractère n'est plus dominant, mais il n'est pas récessif, bien qu'il soit dominé par un caractère récessif. Ce dernier, pour les mêmes raisons, n'est pas dominant, mais il cesse d'être récessif, parce qu'il n'est plus dominé. La formule est en défaut, mais elle demeure cependant strictement appliquée.

Et, pour prouver que telle est bien la réalité, on excipe d'expériences — croisement d'*Helix* rouges avec *Helix* jaunes par exemple — où la coloration jaune récessive apparaît tout d'abord, mais cède la place à la coloration rouge dont la dominance était provisoirement affaiblie. Giard[1] avait relevé des fait de cet ordre pour les hybrides du Chardonneret et du Serin, qui ressemblent au Chardonneret jusqu'à la première mue, et pour les hybrides de divers *Bombyx*, dont les chenilles ressemblent successivement à celles des deux parents. Cela met-il en évidence un affaiblissement de la « dominance » d'un caractère qui n'en reste pas moins dominant? Cela montre plus simplement qu'un organisme subit des

1. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 1903.

changements de divers ordres, auxquels ne correspond pas nécessairement la morphologie, en dépit des formules. Quant à la cause de ces changements, elle réside peut-être, en certaines circonstances dans le croisement lui-même; mais elle réside certainement, en d'autres circonstances, dans les facteurs externes. De cela, les expériences suivies de Tower[1] en administrent la preuve irrécusable. Des croisements entre diverses formes de Chrysomélides (Insectes coléoptères) donnent des résultats nettement différents suivant les conditions du milieu, soit, en l'occurrence, la température et l'humidité ; en modifiant pour chacune des pontes successives d'un même couple les conditions thermiques ou hygrométriques, on modifie du même coup les résultats de la descendance, quant à l'aspect morphologique des descendants ; en particulier, on modifie nettement la dominance ou la récessivité des « caractères » considérés. L'interaction du milieu et des produits sexuels apparaît ici incontestable ; on en déduit logiquement que le croisement n'est en aucune façon exclusif de variations. Au surplus, les récentes expériences de Kammerer renferment peut-être la preuve que la pérennité des « caractères » n'est nullement liée à leur mode de transmission, puisque des caractères nouvellement acquis (tel que la blancheur du ventre chez le mâle de *Lacerta fiumana*) se comporteraient comme des caractères plus anciens. C'est cela même qui paraît évident *a priori* et que l'on est véritablement surpris d'entendre contester.

Et l'on n'est pas moins surpris d'entendre une

1. *Biological Bulletin*, 1910.

profession de foi transformiste suivre les affirmations franchement fixistes que nous venons d'indiquer. Car, si les mendéliens intransigeants voient dans le « caractère[1] » une unité parfaitement intangible, à l'abri de toute influence étrangère, ils s'efforcent cependant d'allier cette croyance avec l'évolution des formes organiques. La difficulté n'est pas grande, et la théorie des mutations[2] se présente à point pour permettre de croire que parmi les caractères-unités quelques-uns demeurent latents durant une période plus ou moins étendue, puis s'extériorisent : une mutation transforme l'individu, sans qu'intervienne effectivement le milieu, sans qu'il y ait changement véritable : ce transformisme ressemble étonnamment au créationisme. On oublie, en effet, de nous dire l'origine de tous ces caractères qui se groupent, se séparent, se cachent et ressortent : ont-ils toujours existé ? par quelle puissance ont-ils été enfantés ?

Nous savons, au demeurant, ce que tout cela signifie et ce qu'il faut entendre par mutations. Nous allons voir maintenant qu'un changement de trop grande amplitude, qui serait une « mutation », au sens propre du mot, est quasiment incompatible avec l'existence.

1. Certains mendéliens imaginent, non plus des « caractères », mais les « facteurs » qui détermineraient ces caractères. Ils croient, sans doute, par ce subterfuge échapper au reproche d'effectuer une analyse arbitraire de l'organisme. Or, ces « facteurs » là ne sont qu'un nouveau synonyme des « gènes » « déterminantes » etc. et rien n'est changé ni à l'ensemble ni aux détails de la conception néo-mendélienne.

2. Voir Chapitre III, § 2.

CHAPITRE X

VARIATION ET CORRÉLATION

1. — L'amplitude des variations.

La question de l'amplitude des variations se trouve ainsi amenée.

Dès le début de ce livre, nous avons dû nous demander si, à des amplitudes différentes, correspondaient des phénomènes différents. L'examen des faits nous a conduit à admettre que les variations reconnaissent toutes un processus essentiellement comparable à lui-même dans tous les cas particuliers. En ce moment, après avoir vu naître, sous des influences extérieures diverses, un assez grand nombre de variations, nous les envisageons d'un regard d'ensemble et aussitôt nous constatons la très faible amplitude de chacune d'entre elles. Cette amplitude nous paraît d'autant plus limitée, que quelques naturalistes persistent à considérer, comme seules capables d'amener des formes nouvelles, des transformations de très grande amplitude, survenant très rarement au cours des âges. L'homme, en particulier, serait apparu brusquement un jour, tel que nous le voyons maintenant, sans qu'il ait jamais subi la moindre modification véritable depuis son apparition. La rigide Hérédité ne se laisserait « forcer » que très exceptionnellement.

Tout esprit positif demeurera confondu devant de pareilles hypothèses. S'appuient-elles sur des faits précis et indéniables? Vit-on jamais un être vivant subir des transformations telles qu'il n'ait plus avec ses ascendants immédiats qu'une très lointaine et très incertaine ressemblance ? Ni l'expérience, ni l'observation sous une forme quelconque ne fournissent la moindre indication dans ce sens. Il faut le reconnaître, les données expérimentales ne cadrent pas très exactement avec le besoin de merveilleux, de mysticisme qui sommeille chez la plupart des hommes.

Sans doute, dira-t-on, l'action du milieu détermine des variations, dont plusieurs se perpétuent dans les lignées ; mais comment croire que ces variations si légères, presque inappréciables, constituent des transformations et soient l'amorce de transformations plus grandes encore ?

Qu'une graine germe plus ou moins vite suivant les régions, qu'un papillon soit plus brun ou plus blanc, que tel Crustacé ait l'abdomen plus court ou plus long, qu'il ait tel aspect plutôt que tel autre, qu'est cela? Apparemment fort peu. Là, cependant, réside le phénomène fondamental de l'évolution. Et, remarquons-le bien, l'amplitude de ces variations si légères, résultant des interactions du complexe organisme $\times$ milieu, ne diffère pas de l'amplitude des prétendues « mutations ». Si par un changement des conditions extérieures, les segments de l'abdomen d'un Crustacé ou les articles de ses antennes augmentent d'une unité, l'écart entre le progéniteur et l'engendré n'est pas d'un autre ordre de grandeur que celui qui sépare deux plantes, dont l'une a un pistil long et

l'autre un pistil court, pour citer la plus classique parmi les « mutations ». Une transformation plus grande demeure dans le domaine du rêve. En réalité, l'amplitude dépend du temps que met la modification physico-chimique à se traduire morphologiquement. Car, qu'on ne l'oublie pas, une variation « brusque » n'est que *morphologiquement* brusque. Rapide ou lente, visible ou invisible, toute variation traverse les mêmes phases, elle est continue, en dépit des apparences qui la montrent parfois discontinue. Le problème de l'évolution ne saurait donc se restreindre à une simple discussion sur l'amplitude des variations, en établissant une séparation arbitraire entre des faits exactement du même ordre. L'important est de savoir si l'amplitude qui répond le plus ordinairement aux résultats expérimentaux autorise à penser que la transformation graduelle des êtres a pu s'effectuer par une série de variations, morphologiquement légères. A ce point de vue fondamental, l'expérience apporte non seulement des éléments de discussion, mais aussi des indications positives; elle montre que, variant avec une rapidité trop grande, un être vivant se trouverait placé dans des conditions le plus souvent incompatibles avec l'existence. Expérimentalement, en effet, on obtient parfois des modifications assez considérables, réalisant des écarts immédiats autrement sérieux entre progéniteur et engendrés que ne les réalisent les plus accentuées des mutations. On se rend, alors, très exactement compte qu'un organisme, quel qu'il soit, ne peut subir sans dommage sérieux des changements trop rapidement importants.

Si un organisme n'était qu'un agrégat de « carac-

tères » juxtaposés, totalement indépendants les uns des autres, peut-être supporterait-il de véritables bouleversements, par substitution simple de caractères à d'autres caractères. Mais il existe entre les diverses parties d'un être vivant une solidarité assez accentuée, pour qu'à un changement de l'une corresponde un changement de l'ensemble. Malgré certaines apparences, l'organisme constitue un tout, nous ne le décomposons que par un fâcheux artifice de langage : c'est ce que met en relief l'étude des corrélations.

2. — Les corrélations.

Que les parties d'un être vivant soient unies les unes aux autres par voie de continuité, on l'enseigne depuis longtemps ; mais on n'envisage cette union qu'à un point de vue assez étroit, celui d'un lien visible, strictement anatomique. Et de fait, par l'intermédiaire des vaisseaux, en ce qui concerne les animaux, les régions du corps baignent dans un milieu intérieur en mouvement constant, grâce auquel les matériaux nutritifs parviennent au contact des éléments les plus dissimulés ; par l'intermédiaire des nerfs, toute excitation extérieure se répercute d'un appareil sur l'autre, de sorte que le fonctionnement de l'ensemble offre, dans les conditions normales, une synergie très suffisante.

Mais les vaisseaux et les nerfs n'apparaissent qu'assez tardivement au cours du développement de l'embryon. Or, si l'on compare la marche des processus chez plusieurs embryons issus de parents semblables — appartenant au même groupe, suivant le langage de la systématique

— on observe une similitude remarquable : les ébauches se forment en des régions homologues, dans un certain ordre chronologique, leur croissance suit une marche parallèle, leur masse est constamment proportionnelle à l'ensemble du corps. Sans doute, d'un individu à l'autre existent quelques différences, mais elles sont, en somme, tout à fait légères, et, en fin de compte, chaque chose vient à sa place et en son temps. Tout se passe, en quelque sorte, comme si chaque ébauche portait en soi la cause de son développement, ainsi que l'affirme la théorie de la mosaïque.

Cependant, la succession normale des processus n'est pas une succession nécessaire. S'étant établie en fonction d'un ensemble de conditions extérieures, ensemble certainement complexe et dont plusieurs éléments échappent assurément à notre analyse, elle ne persiste pas, du moins elle ne persiste pas intégralement, si, dans cet ensemble, un élément se modifie dans un sens quelconque avec une suffisante intensité. Mais alors, on observe qu'il existe entre les ébauches un lien, qui n'est pas un lien anatomique, mais qui est tel que certains organes paraissent en quelque sorte couplés, que la variation de l'un retentit sur l'autre : les *corrélations organiques* se révèlent.

Les faits authentiques ne manquent pas. Dans l'ordre zoologique, on sait, depuis Buffon, que les Chiens ou les Chats naissant avec les yeux bleus sont sourds. Rawitz a pu constater que la surdité résultait d'une atrophie de l'oreille interne et du centre visuel correspondant. J'ai pu, pour ma part, relever un certain nombre de cas intéressants : chez l'embryon d'Oiseau, l'ébauche rétinienne entraîne, en se déplaçant, le déplacement

du cristallin et des fossettes olfactives : le cristallin se forme toujours en regard de la rétine, bien que, anatomiquement, le lieu de formation des deux ébauches soit indépendant. Quant aux fossettes olfactives, la distance qui les sépare est constamment proportionnelle à la distance qui sépare les deux rétines ; si les deux rétines se forment en une masse unique, les deux fossettes olfactives se rejoignent par leurs bords.

De même, l'estomac et le foie, chez l'homme, sont liés de telle sorte que le second suit les déplacements du premier.

Dans l'ordre botanique, les études sur la variation et, plus spécialement, celles sur l'hérédité mendélienne, ont fait ressortir des corrélations du même ordre, et l'on connaît des « caractères » groupés par deux ou davantage, caractères anatomiques ou physiologiques : la taille, la durée de la floraison, le poids, la résistance à la verse, etc., etc , selon les cas particuliers.

L'existence même des corrélations organiques ne laisse prise à aucune incertitude. Mais il ne suffit point d'une constatation de fait, et l'on doit s'efforcer d'en pénétrer la signification.

A cet égard, diverses particularités méritent d'être relevées, dont deux, au moins, paraissent offrir une réelle importance. Nous remarquons d'abord, que, si un lien rattache l'une à l'autre deux ou plusieurs parties d'un organisme, la solidité de ce lien n'est pas absolue ; la corrélation n'est pas fatale. Dans le cas simple de deux ébauches, l'une d'elles peut manquer, mais toutes deux ne manquent pas nécessairement ensemble. Et ceci met en évidence une seconde particularité montrant la corrélation sous son aspect véritable.

Limité aux constatations superficielles, le phénomène se ramènerait aisément à l'une quelconque des conceptions vitalistes pour lesquelles, sans doute, le couplage des ébauches dépendrait, non pas des ébauches elles-mêmes d'une façon immédiate — et du milieu médiatement —, mais d'une influence immatérielle. Il est donc indispensable d'examiner avec plus de précision. Or, si la corrélation n'est pas fatale, en ce sens qu'une ébauche peut faire défaut, la corrélation, quand elle existe, paraît constamment établie de telle sorte que l'apparition d'une ébauche détermine l'apparition d'une autre ébauche, mais que l'inverse n'a pas lieu. Ainsi, le cristallin peut faire défaut, bien que la rétine se forme, mais je ne connais pas d'exemple authentique montrant un cristallin en l'absence d'une rétine; le foie ne peut pas ne pas suivre dans tous les cas le déplacement de l'estomac, mais toutes les variations du foie ne se répercutent pas sur l'estomac.

Ces observations montrent les corrélations comme traduisant, en quelque sorte, l'influence d'une ébauche sur une ou plusieurs autres; elles montrent surtout que ce couplage des parties, mis en évidence par les phénomènes tératologiques, répond, très vraisemblablement, à un processus tout à fait général. Dans un organisme, en effet, on ne saurait concevoir certaines parties liées entre elles, constituant des groupes autonomes indépendants des autres, car il serait singulier que l'indépendance, refusée aux parties considérées isolément, appartînt à des associations plus ou moins nombreuses de parties. Tout nous conduit à envisager l'apparition des ébauches, leur localisation dans l'espace et leur

succession dans le temps comme déterminées directement par l'action d'ébauches précédemment apparues.

Et cette influence n'est point une influence d'ordre mécanique. Dans le chapitre IV, j'ai pu montrer, en particulier, que la relation de la rétine et du cristallin ne se rapportait nullement à une excitation, à un frottement matériel, puisque l'action qui paraît s'exercer s'exerce à une distance parfois assez grande. L'influence ne peut être que d'ordre physico-chimique. Certaines corrélations, que je n'ai point encore signalées, permettent de comprendre, du moins de soupçonner, l'ensemble du phénomène. On sait, depuis de longues années, que diverses dispositions anatomiques appartiennent assez strictement à un sexe et n'appartiennent pas à l'autre. En dehors des organes sexuels proprement dits, chaque sexe possède des attributs extérieurs, les *caractères sexuels secondaires*.

Les recherches de Giard sur la castration parasitaire ont montré que ces caractères sexuels secondaires dépendent nettement de la présence des glandes génitales. Si l'on supprime celles-ci chez un individu jeune, on modifie en même temps son apparence extérieure. Certains parasites, élisant domicile dans les glandes génitales, jouent, très exactement, à cet égard, le rôle d'un opérateur. C'est ainsi que les Sacculines qui infestent les Crustacés détruisent, en particulier, les testicules : un jeune Crabe mâle infesté, « prend, en partie, les caractères sexuels extérieurs du sexe femelle. La ressemblance peut aller assez loin pour causer un moment d'embar-

ras dans la détermination des sexes[1] ». Pour préciser, rappelons que chez les Crabes, l'abdomen est généralement large et ovalaire chez les femelles, tandis qu'il est étroit, triangulaire ou trapézoïdal chez les mâles ; les deux premiers segments abdominaux, chez le mâle, portent des stylets copulateurs et les segments 3 à 5 sont soudés ; chez la femelle, les segments 2 à 5 portent des pattes plumeuses. Le mâle rendu stérile

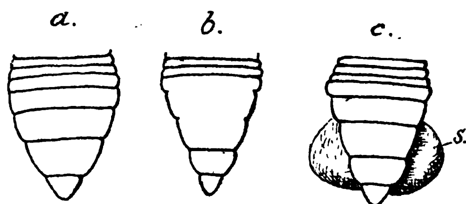


Fig. 9. — Abdomen de *Carcinus mænas*.
a. femelle ; *b.* mâle ; *c.* mâle infesté par *Sacculina*, *s.* (d'après Giard).

perd ses stylets copulateurs et son abdomen se rétrécit, acquérant très sensiblement l'aspect d'un abdomen de femelle (fig. 9). Chez la femelle, la castration produit un effet analogue, les pattes plumeuses s'atrophient ou disparaissent complètement.

Les faits de cet ordre se sont multipliés ; des expériences ont été pratiquées qui mettent hors de doute la dépendance étroite de certaines dispositions morphologiques vis-à-vis des glandes sexuelles. Ceci n'ajouterait rien aux connaissances précédemment acquises sur les corrélations organiques. Mais, tandis que pour celles-ci, en géné-

1. *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 1887.

ral, nous constatons l'existence d'un lien, sans rien apprendre sur la nature de ce lien, pour le cas particulier des glandes sexuelles, nous possédons des données plus étendues et d'une précision suffisante. Les recherches sur la spermatogenèse, qui ont eu, à juste titre, tant de vogue au cours de ces dix dernières années, ont mis en évidence une sorte de sécrétion interne ayant pour siège des éléments spéciaux du testicule — éléments interstitiels —. A cette sécrétion est liée l'apparition des caractères sexuels secondaires.

Nous voici maintenant préparés à comprendre le jeu des corrélations. Cette sécrétion interne du testicule n'est pas un phénomène isolé; en dehors des glandes proprement dites, toute cellule du corps rejette, sous une forme ou sous une autre, des substances qui se répandent dans les milieux internes, liquides nécessairement inclus dans tout être vivant. Dès lors, on en vient à concevoir comment s'enchaînent les différenciations, comment se succèdent les apparitions d'ébauches et sous quelles influences.

L'œuf, se segmentant un très grand nombre de fois, se trouve bientôt remplacé par une quantité considérable de cellules, qui — suivant un schéma diversement réalisé — se disposent en une membrane affectant la forme sphérique et délimitant une cavité : celle-ci, représente un milieu clos, séparé du milieu extérieur dont il avait, au début, la composition qualitative et quantitative. Mais, communiquant mal avec l'extérieur, recevant les produits cellulaires, appauvri quant à quelques-uns de ses composants par les échanges avec les cellules, ce milieu interne ne tarde pas à différer plus ou

moins du milieu originel. Sans insister ici sur l'établissement de ces différences, il convient, cependant, de constater avec netteté que ces différences s'établissent et qu'elles ne peuvent pas ne pas s'établir.

La production d'un milieu interne apparaît comme l'une des premières conséquences, et conséquence nécessaire, de la segmentation de l'œuf. Or, ce milieu interne n'est que le premier de toute une série. Après lui, et indépendamment de lui, s'en constitue un second, et par un procédé mécanique : dans le cas le plus simple, l'une des moitiés de la sphère membraneuse se déprime et s'enfonce dans l'autre moitié comme un ballon dégonflé. Le premier milieu se trouve réduit à un espace relativement étroit qui sépare la partie de la membrane devenue interne de la partie demeurée externe; en outre, il s'est formé une seconde cavité interne qui, au début, communique largement avec l'extérieur. Mais l'orifice se rétrécit progressivement, puis s'efface, de sorte que les diverses et très nombreuses cellules qui composent à ce moment l'embryon baignent dans trois milieux distincts : le milieu extérieur et deux milieux intérieurs. Chacun de ces deux derniers acquiert une composition spéciale qui lui est propre, dérivant à la fois de la composition du milieu externe originel et des divers échanges effectués avec les cellules. Par un retour nécessaire, si les milieux internes se modifient par suite de leurs échanges avec les éléments cellulaires, réciproquement ceux-ci se modifient dans des sens divers, suivant le milieu avec lequel ils entrent en interaction et en raison de leur constitution

initiale : on dit que les cellules *se différencient*.

En envisageant l'ensemble des processus de l'évolution embryonnaire, on en vient à concevoir que les deux premiers milieux internes subissent chacun une série de fragmentations concomitantes et successives, aboutissant à autant de milieux secondaires, différant plus ou moins les uns des autres. Ces fragmentations s'établissent en séries divergentes dans un ordre donné, lorsque le développement observé s'effectue dans les conditions normales. Quel que soit d'ailleurs cet ordre, on se rend bien compte que ces milieux conservent les uns vis-à-vis des autres une dépendance assez étroite. Si nette que puisse être ou devenir leur séparation anatomique, le seul fait de leur dérivation les rend solidaires, et permet de comprendre que tout élément qui baigne dans l'un de ces milieux et qui, par suite, acquiert une certaine différenciation, tient cette différenciation, non seulement du milieu dans lequel il baigne, mais aussi du milieu antécédent et des différenciations qui s'y étaient effectuées. On se représente ainsi tout un enchaînement de différenciations dans des milieux internes distincts, mais procédant les uns des autres, demeurant, à des degrés divers, en relation les uns avec les autres. Pour un observateur superficiel, cet enchaînement prend les apparences d'une Harmonie préétablie; en fait, il dépend d'un ensemble de conditions initiales ; ce ne sont pas deux ébauches qui affectent entre elles des liens étroits, c'est l'organisme tout entier, dont les diverses parties se rattachent entre elles et se commandent dans un certain ordre.

Les conditions initiales résident essentielle-

ment dans la composition du milieu extérieur et dans la constitution de l'œuf qui va se développer dans ce milieu. D'une manière générale, ni le milieu ni l'œuf ne diffèrent très sensiblement du milieu et de l'œuf des ascendants immédiats, de sorte que les processus se déroulent assez comparables à eux-mêmes, sauf les différences légères qui distinguent toujours les individus appartenant à une même lignée ou à des lignées d'organismes semblables.

Mais il suffit qu'une modification quelconque survienne dans le milieu extérieur ou dans la constitution de l'œuf pour que les événements soient modifiés à leur tour. Toute incidence nouvelle se répercutera dans le mode de composition des milieux secondaires et dans la constitution de l'être qui se développe. C'est celui-ci tout entier qui subira les effets de l'incidence; et si ces effets se traduisent parfois à nos yeux par une disposition morphologique, on ne doit pas voir en elle un accident banal, mais la résultante d'un changement fondamental de l'organisation.

Cela se conçoit aisément, quand les modifications du milieu ou la variation de l'organisme interviennent, soit chez des êtres morphologiquement simples (Protozoaires ou autres), soit sur l'œuf, dont la substance présente un aspect homogène; la transformation totale, légère ou profonde, paraît alors acceptable sans difficulté. Mais il advient, et nous en avons vu de fréquents exemples expérimentaux, que la modification du milieu se produit au cours même du développement. A ce moment, les milieux internes sont déjà nombreux et l'on peut se demander

si l'incidence extérieure produit encore un effet d'ensemble. La question se pose d'autant mieux, qu'observées à certains stades, les diverses parties d'un embryon semblent jouir d'une assez grande autonomie. Jan Tur[1], par exemple, montre, par ses expériences sur les embryons d'oiseaux au début de l'incubation, que les parties figurées s'accroissent indépendamment des parties non figurées, au moins dans certaines limites. De mon côté, en recouvrant d'une substance imperméable l'extrémité antérieure de l'embryon d'oiseau très jeune, j'ai constaté[2] que les parties recouvertes seules avaient cessé de respirer. Il en résulte que vraisemblablement, ainsi qu'on pouvait le supposer *a priori*, chaque élément travaille pour son compte et n'emprunte pas aux voisins les matériaux indispensables à sa nutrition. Mais, si tous ces faits indiquent l'autonomie des éléments cellulaires quant à leurs échanges particuliers, ils ne signifient nullement que ces échanges n'aient pas un retentissement sur l'ensemble de l'organisme. Ce retentissement a nécessairement lieu, car toute perturbation apportée dans la nutrition d'un élément anatomique modifie la constitution de cet élément et entraîne une modification des échanges avec le milieu intérieur qui le baigne. Le milieu interne éprouve donc à son tour une modification qui se répercute sur les voisins, puis sur l'organisme entier; il en résulte une constitution générale nouvelle, dont le trait distinctif pourra être une variation morphologique,

1. *Bull. de la Soc. Philom. de Paris*, 1905.
2. *Bull. de la Soc. Philom. de Paris*, 1908.

localisée quelque part sur l'être considéré. La répercussion d'ensemble est insignifiante, évidemment, quand il ne s'agit que d'un seul élément; mais elle se fait sérieusement sentir, lorsqu'une région étendue subit une action extérieure.

Tout cela nous conduit à conclure que le développement embryonnaire d'un organisme déterminé est fonction d'un ensemble de facteurs, agissant simultanément ou successivement, s'interférant et s'enchaînant. Dans le cas particulier d'un organisme à constitution anatomique compliquée, c'est-à-dire possédant de nombreuses différenciations actuelles, le jeu d'interactions si multiples doit aboutir en définitive à une série de dispositions compatibles avec le fonctionnement physiologique. Mais, de tout ce qui précède il ressort que le milieu ne restant pas indéfiniment semblable à lui-même, l'organisme est soumis à d'inévitables variations. Une modification très légère du milieu suffit pour produire un résultat incompatible avec la vie : dès lors, on soupçonne toute la difficulté qu'il peut y avoir pour l'organisme à varier, tout en continuant à vivre.

Supposons, en effet, que le milieu éprouve une modification quelconque ; en toute concurrence, et quelle que soit l'intensité de la modification intervenue, celle-ci retentit sur l'ensemble des conditions externes au contact desquelles vit l'organisme considéré. Relativement à ce dernier, l'importance du changement survenu dépendra de l'intensité des nouvelles interactions.

De toutes façons, il déterminera graduellement dans l'organisme intéressé un système d'échanges, différent du système ancestral, qui se

traduira — pourra tout au moins se traduire — par une variation morphologique. Et je ne saurais trop insister sur ce point, que cette variation correspond à un changement d'ordre physicochimique, qu'elle est l'effet, et non le point de départ, de ce changement. Si donc l'influence nouvelle n'entraîne avec elle qu'une modification des échanges de faible importance, la succession des processus du développement, l'enchaînement des milieux internes et des différenciations ne subit à son tour qu'une faible modification, et, s'il survient une variation morphologique, elle est nécessairement de faible amplitude. L'organisme, quoique transformé, reste dans des conditions lui permettant de vivre.

Mais si, au contraire, l'influence nouvelle provoque une modification considérable des échanges, elle pèsera lourdement sur les divers milieux internes et sur les ébauches qu'ils déterminent, quant à leur nature et à leur ordre de succession. Une perturbation si intense ne se traduira pas simplement par le changement d'un mince détail morphologique, il ne s'agit plus en effet d'une transformation compatible avec l'existence, mais d'un bouleversement véritable. Cela revient à dire qu'aux interactions nouvelles correspondent des changements nécessairement mal coordonnés ; certains processus conservent pour une part leurs liaisons normales, ils en acquièrent de nouvelles pour une autre part, soit dans l'ordre chronologique, soit dans la situation topographique. En conséquence, les ébauches se heurtent parfois et se gênent. Quand l'observateur cherche à comprendre, il se trouve en présence d'un chaos au milieu duquel persistent quelques vestiges d'un

ordre antécédent : ces vestiges deviennent pour lui les *corrélations*.

A ce chaos, conséquence de variations trop rapides et de trop grande amplitude, on prétend faire jouer un rôle prépondérant dans l'évolution. Mais il faut ne pas avoir vu ni étudié en détail quelques-uns de ces individus victimes d'une variation très rapide et de trop grande amplitude, — un monstre, suivant l'expression vulgaire — pour pouvoir imaginer l'évolution sous cette forme. La caractéristique fondamentale en serait l'incoordination et cette incoordination aboutirait à des impossibilités de fonctionnement : l'encéphale venant refouler le tube digestif en formation, les orbites se substituant aux fosses nasales et les supprimant, les membres s'accolant sur le dos, etc., etc. Et si, du reste, le monstre représente une variation de moins grande amplitude, cette variation se confond alors avec l'une quelconque des variations morphologiques dont il a été question dans les pages précédentes. Ce sont vraiment les seules qui permettent vie et durée, ce que nous voulions précisément démontrer. Démonstration nécessaire, et qui reposait, on en conviendra, sur l'étude des corrélations organiques et la connaissance de leur signification en général.

Nous arrivons ainsi à cette conclusion logique — qui nous ramène au point de départ —, que dans les variations *individuelles*, légères, insignifiantes en apparence, résident exclusivement les éléments de la transformation des êtres. La variation peut atteindre, exceptionnellement, une amplitude relativement grande, mais elle demeure nécessairement dans des limites malgré tout restreintes, et telles que l'individu trans-

formé paraît être nettement la suite de l'individu dont il provient. Dire, par exemple, que l'homme naquit un jour, brusquement, comme une Minerve casquée, revient à une affirmation sans fondement car, si ce n'est du limon miraculeux, on ne comprend pas très bien d'où il aurait ainsi pu surgir. Et s'il dérive d'un animal, comme tout permet de l'affirmer, il n'en dérive certainement que par une succession de variations individuelles légères dans des directions, dont le résultat aboutit au point constaté.

Nous reviendrons tout à l'heure sur le déterminisme de ces directions et sur la question de savoir ce que signifie la succession de ces variations légères, « s'accumulant » pour aboutir à une transformation profonde. Pour l'instant, il convient seulement de tirer des notions acquises sur l'enchaînement des processus dans le développement des organismes, toutes les conséquences qu'elles comportent au point de vue de l'évolution des êtres.

3. — Les corrélations et l'hérédité des caractères acquis.

Comprises comme il vient d'être exposé, les corrélations conduisent, en effet, à examiner l'une des faces de la théorie de Weismann. Au dire de Weismann, un organisme se compose toujours de deux parties distinctes, le corps — le soma — et les éléments reproducteurs — la substance germinale ; nulle modification ne deviendrait héréditaire que dans la mesure où elle porte sur la substance germinale. Dans ses premières publications, Weismann concevait une

séparation absolue entre le soma et le germen, à tel point que toute acquisition somatique devait rester strictement individuelle. Depuis, devant les faits précis, il a dû donner à sa théorie une forme moins exclusive ; il concède que le germen et le soma affectent entre eux quelques relations.

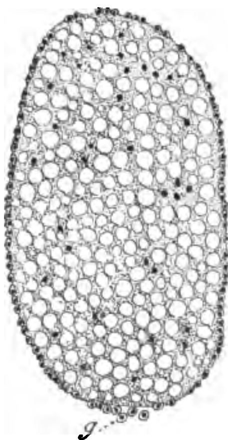


Fig. 10. — Coupe longitudinale d'un œuf d'insecte au début de la segmentation, pour montrer la différenciation précoce et l'isolement des cellules sexuelles, *g* (d'après Lécaillon).

Mais aucune théorie ne vaut contre des faits, et les transformations héréditaires du soma ne font aucun doute, à l'heure actuelle. D'autre part, n'est-il pas évident que nulle modification ne persiste dans une lignée, si ce n'est par la substance germinale ?

Souvenons-nous qu'une disposition morphologique ne correspond pas à une transformation purement locale, qu'elle est, au contraire, l'expression d'une transformation tout à fait générale de l'individu considéré. Toute incidence nouvelle se répercute de proche en proche, entraînant un système d'échanges nouveaux, un changement de constitution de l'organisme tout entier. Or, pour si séparés que les éléments sexuels puissent être du soma, ils ne sont pas moins renfermés dans le soma et ne peuvent pas éviter de subir comme lui l'action des influences externes. Il ne peut en être autrement en

théorie, et il en va ainsi dans la pratique. A ce point de vue, les expériences effectuées sur des larves d'Insectes présentent un intérêt tout particulier. Chez les Insectes, en effet, les cellules sexuelles s'isolent morphologiquement du reste de l'organisme à une phase extrêmement précoce du développement (fig. 10), elles sont dissimulées, en quelque sorte, dans un recoin et affectent une autonomie apparente vis-à-vis de tous les autres éléments du corps. En dépit de cette autonomie, lorsqu'on soumet des chenilles à un régime alimentaire nouveau, c'est-à-dire à une action que l'on pourrait supposer plus locale que générale, on obtient des variations qui se perpétuent dans la lignée. On ne peut douter que les actions intervenant sur une partie du corps, et se propageant de proche en proche, touchent aussi bien les éléments sexuels que tous les autres éléments du corps, et que tous ces éléments, tous sans exception, acquièrent une constitution donnée qui, dans les mêmes conditions ou dans des conditions équivalentes, se traduit par une certaine disposition morphologique, par celle-là et non par une autre. Les faits connus n'admettent pas d'autre explication.

Assurément, reconnaissons-le, pour certaines acquisitions qui paraissent plus spécialement en rapport avec le genre de vie, nageoires, pattes fouisseuses, etc., le phénomène héréditaire, semble assez difficile à ramener à la conception précédente ; on l'admettrait peut-être plus aisément, quand il s'agit de dispositions d'aspect plus ornemental que pratique, si j'ose dire. Mais, des interactions qui se traduisent par une patte fouisseuse, ne se traduisent pas seulement par cette patte

fouisseuse, pas plus que des interactions qui aboutissent à un changement de coloration ne se traduisent pas seulement par cette coloration. Les deux phénomènes se superposent exactement ; si l'un nous étonne, tandis que l'autre passe inaperçu, c'est que notre besoin d'anthropomorphisme donne à l'un plus d'importance qu'à l'autre. Or qu'en savons-nous ? Ce que nous appelons ornement, n'est sans doute ornement que pour nous, tandis qu'il correspond pour l'animal à l'ensemble de son métabolisme, de la même façon que la forme de sa patte. Dans l'un et l'autre cas, l'influence déterminante met en branle l'ensemble des interactions du complexe organisme×milieu dans le sens que nous avons indiqué, et pour lesquelles le germen ne se sépare pas du soma. Et il ne semble pas surprenant de voir tel « caractère acquis » se reproduire héréditairement, plutôt que tel autre.

Mais, dans ce phénomène, il n'entre en jeu que l'établissement de systèmes d'échanges compatibles avec la vie. Tout individu qui n'acquiert pas un tel système d'échanges disparaît simplement; il est fort inutile de désigner ce résultat par une étiquette spéciale, encore moins de faire appel à une sélection active.



CHAPITRE XI

LE TRANSFORMISME DEVANT L'EXPÉRIENCE

1. — Vue d'ensemble.

Suivant une maxime qui reste constamment vraie, nos opinions, comme nos conceptions, sont sujettes à révision. Ne représentant jamais qu'une approximation, elles doivent tendre à se rapprocher progressivement d'une connaissance plus exacte, d'une compréhension plus large des phénomènes. Née, voici plus d'un siècle, la conception lamarckienne du monde vivant a paru correspondre, dès son apparition, à tout un ensemble de faits connus. Dans son essence, elle ne saurait varier, puisqu'elle pose en principe une parfaite continuité entre les êtres et un rapport nécessaire entre ces êtres et leur mode d'existence. Mais la conception lamarckienne a acquis, avec la multiplication des documents les plus divers, une ampleur très grande; soumise au contrôle de l'expérience, elle en a retiré, avec la confirmation de son principe, un certain nombre d'aperçus nouveaux que soupçonnait à peine ou que ne soupçonnait pas son auteur.

Du sein des polémiques verbales, des recherches les plus diverses, des affirmations les plus contradictoires, du contact immédiat avec l'expérience sous toutes ses formes, le transformisme

sort en quelque sorte grandi, ne se donnant certes pas comme l'explication définitive, ne prétendant pas avoir résolu le problème sous ses multiples aspects, mais certain d'avoir posé la question sur son véritable terrain, laissant prévoir, par les acquisitions récentes, la richesse des acquisitions de demain.

Lorsque Lamarck lançait cette affirmation, si audacieuse pour l'époque, que du conflit permanent entre les êtres vivants et les circonstances de leur vie résultait la transformation successive de ces êtres, du même coup, il émettait une hypothèse vraiment scientifique et préparait une méthode de travail, aussi bien pour la recherche que pour l'interprétation générale des phénomènes. Remarquons, en effet, que la perception simple d'un rapport étroit entre la constitution de l'être et son mode d'existence ne conduisait pas nécessairement à penser que l'être subit, en quelque sorte, un pétrissage du fait de son genre de vie ; on pouvait aussi bien dire que le milieu était expressément fait pour les êtres qu'il renfermait ou que l'être avait été construit en vue du milieu qu'il allait habiter. Mais le rapport prenait aussitôt son sens véritable en le rapprochant de cet autre fait, qu'il ne paraît y avoir aucune barrière entre les formes animales ou végétales, que l'on peut passer de l'une à l'autre par transition ménagée. De là naissait l'idée d'une descendance, d'une continuité en fonction du milieu, dominée par cette autre idée, plus générale, que nos appréciations sont relatives, que rien ne peut être pris en valeur absolue : l'étude des descendances dans leur rapport avec le milieu et l'esprit qui doit présider à cette étude sont

ainsi contenus dans la conception initiale de Lamarck.

Et si l'on doit exprimer un regret, c'est que ce principe ait été si mal compris, qu'un si petit nombre de chercheurs se soient mis résolument à la besogne avec un esprit vraiment dégagé de tout système préconçu. Oubliant que, pour être en droit de nier ou d'affirmer l'action des conditions environnantes dans telle ou telle circonstance, l'expérimentateur doit mettre ces conditions en compte, dans tous les essais, beaucoup de naturalistes les négligent ou les ignorent, ce qui ne les empêche pas, ensuite, de proclamer avec empressement des vérités absolues. Le mutationisme, le néo-mendélisme et avant eux le weismannisme dérivent en ligne droite de cette erreur de point de vue.

Or, lorsqu'un expérimentateur tient compte, dans ses expériences, de toutes les conditions, l'action évidente du milieu ressort comme d'elle-même le plus souvent, et si elle ne ressort pas toujours ainsi, c'est que, d'une part, certaines conditions échappent à l'observateur et que, d'autre part, parmi les infinies combinaisons des composants du milieu et des organismes, toutes ne réalisent pas nécessairement des variations et plus particulièrement des variations perceptibles à l'homme.

Oh ! sans doute, les précisions contemporaines ne justifient pas, dans leurs détails infimes, les vues particulières de Lamarck ; et nous n'en avons cure. Peu nous importe de savoir si, tout spécialement, l'allongement du cou de la Girafe résulte d'un essai d'extension continue, ou si les Échassiers se sont haussés sur jambes en marchant

continuellement dans la boue. Ce qui ressort, sans discussion possible, de tout un ensemble d'essais, et ce qui nous importe, c'est précisément d'avoir aujourd'hui l'assurance que le milieu et l'organisme forment un complexe, dont les composants sont en interaction constante, et qu'il en résulte, pour l'organisme, une série de variations aboutissant à de véritables transformations. Mais il n'en advient ainsi que si le milieu change, et nous avons été conduits, à cet égard, à vérifier et au delà l'extrême complexité des conditions d'existence si bien comprises par Lamarck.

Cela cependant ne suffit pas encore. Les dispositions morphologiques, même admises comme issues de transformations, ont donné lieu à des erreurs d'interprétation, parce que, ne se plaçant pas au point de vue de l'organisme considéré, l'homme juge de tout comme s'il s'agissait constamment de lui. Ici encore l'expérience nous ramène à des considérations plus justes, et que Lamarck ne désavouerait certes point. Qu'une plante ou qu'un animal soit hérissé de piquants, qu'il affecte telle ou telle coloration, et aussitôt, appréciant sur des apparences, attribuant à tout être vivant les conditions de sa propre existence, l'homme donne à ces apparences une signification humaine : ce sont des armes de défense ou d'attaque ! L'explication à première vue ne paraît pas invraisemblable, parfois même il semble que les piquants ou les couleurs jouent le rôle qu'on leur attribue. Mais, quelle que soit l'exactitude apparente de nos explications, l'expérience montre que, dans tous les cas, ces dispositions morphologiques relèvent simplement de particularités de la nutrition générale en fonction du milieu.

Et il n'en est pas seulement ainsi pour telle ou telle forme ; le comportement même des animaux trouve dans les rapports de l'être avec les influences ambiantes une explication rationnelle, qui met en défaut toutes les fantaisies anthropomorphiques. Nous avons vu que certains mouvements paraissent dirigés dans un but précis ; ils sont tels qu'on dirait les mouvements produit par l'animal qui se serait comporté comme s'il connaissait héréditairement son but : ou bien, à l'image des *Sciara*, de nombreux individus se groupent pour une migration, ou bien, des larves, prévoyant l'Insecte parfait, préparent les voies de sortie et se mettent à portée. Ces actes, que l'on pourrait croire, sinon concertés, du moins « instinctifs », répondent simplement à certaines interactions de l'organisme et du milieu. De ce fait, on déduit, par voie de conséquence nécessaire, que les « instincts » traduisent une certaine constitution de l'être, un certain système d'échanges, au même titre qu'une variation morphologique.

Dès lors, la morphologie se révèle à nous sous son jour véritable ; elle est effectivement une manifestation des interactions du complexe organisme×milieu, mais elle n'en est point la manifestation nécessaire ; nous concevons alors clairement que, si les renseignements fournis par elle présentent un grand intérêt, ces renseignements, toutefois, manquent de précision et ne donnent qu'une notion assez incomplète de l'ensemble des phénomènes vitaux. Ces renseignements, d'ailleurs, ne sont que relatifs à tous égards.

Ainsi, envisagé au point de vue lamarckien, le monde vivant apparaît très complexe dans sa constitution, mais d'une complexité qui, excluant

le mystère, se livre par fragments infimes à une analyse pénétrante et serrée. On se prend à espérer que cette analyse conduira un jour, précisément parce qu'elle abandonne les interprétations d'un point de vue anthropomorphique, à comprendre et à préciser de plus en plus les rapports de l'homme avec ce qui l'entoure.

*
* *

Il reste sans doute encore beaucoup à faire ; peut-être faudrait-il modifier, en premier lieu, l'esprit même des naturalistes qui, tout en se déclarant convaincus par un ensemble de faits, conservent néanmoins une difficulté réelle à concevoir l'évolution. On admet volontiers, car on ne nie point l'évidence, que les êtres varient et se transforment. Placé en face d'un fait précis — et nous en avons relevé plusieurs — l'observateur ou le spectateur constate le changement éprouvé, sous l'influence du milieu, par des organismes embryonnaires ou jeunes ou dont les tissus se renouvellent. Mais, cette variation constatée, on lui refuse la possibilité de passer d'une génération à l'autre. Une variation ne pourrait être durable, que si elle est innée et d'origine inconnue, ou si l'action du milieu se réduit à provoquer une sorte de déclanchement. Que signifient dès lors toutes nos expériences? d'où provient la pérennité constatée? Simple illusion, dit-on ; souvent, la similitude entre ascendants ayant varié et descendants immédiats ne serait qu'une coïncidence ; ne savons-nous pas, en effet, que *tous* les descendants ne présentent pas cette similitude? Les conditions d'élevage et la sélection artificielle

suffiraient à expliquer cette convergence de forme chez quelques individus. Convergence cependant singulière et qui affecte les allures d'une ressemblance par continuité, dans le cas, par exemple, des Pêchers de Bordage, des Lézards de Kammerer ou des Lépidoptères de Pictet. Pour des faits aussi nets, peut-on vraiment parler de coïncidence ? Alors survient une autre explication, dont le moins qu'on puisse dire est qu'elle équivaut à un simple aveu. Partant, en effet, de l'idée weismannienne orthodoxe que le soma peut varier sous les incidences externes sans influer sur le germen, ne pouvant d'autre part soutenir sérieusement la « coïncidence », d'auçuns invoquent une « imitation » : l'organisme ne varierait pas dans son ensemble, le soma seul se plierait aux circonstances environnantes ; toutefois, phénomène vraiment étrange, le germen subirait un certain contre-coup : il en résulterait une « mutation » imitant une « fluctuation »[1]. Autant vaut dire que l'engendré imite le progéniteur sous la poussée des incidences externes et que l'hérédité se réduit à une imitation fréquemment renouvelée : se réfugiant dans une querelle aussi mince, l'opposition donne tout son relief à la valeur démonstrative d'expériences avérées.

Cette valeur apparaît, certes, clairement aux yeux de nombreux naturalistes pour lesquels ni la variation ni sa durabilité ne font doute. Mais une fois constatée, exprimée en langage transformiste, ils s'efforcent d'interpréter cette variation dans le plus pur esprit fixiste : cette variation, il faut l'iden-

1. *La genèse des espèces animales*, Paris, F. Alcan, 1911.

tifier à une forme connue, et si l'on n'y parvient pas, on est presque tenté de nier que ce soit une variation véritable : si l'*Artemia* ne se transforme pas en *Branchipus* et si le *Branchipus* ne se transforme pas en *Artemia*, si les modifications produites, si, en un mot, l'évolution n'est pas un simple jeu de bascule, ce n'est point l'évolution, la forme nouvelle ne saurait être une forme nouvelle. Le besoin se fait ainsi sentir, impérieux, de ramener le nouveau à l'ancien, de ne voir dans le présent que l'image et presque la résurrection du passé. Ne voit-on pas tel ou tel esprit distingué s'ingénier à trouver parmi les formes fossiles la variation qu'on lui montrait tantôt, paraissant croire que l'intérêt d'une variation consiste précisément à n'être pas évolutive, comme si toute recherche expérimentale limitait son ambition à une vaine poursuite des ancêtres. Standfuss, Fischer et tant d'autres, poussés par on ne sait quelle nécessité, entourent les faits des considérations les plus ingénieuses pour parvenir à se convaincre et à convaincre les autres qu'ils ont produit l'ancêtre d'un Vanesse ou d'un Satyre.

Mais, où ce conflit pénible de l'esprit fixiste persistant, héritage d'un long passé, avec le langage et l'esprit transformistes, arrive aux plus extravagantes contradictions, c'est quand, ayant cherché l'ancêtre dans tous les sens pour satisfaire au désir pressant d'établir un phylum, on déclare fermement l'évolution irréversible! Pourquoi, dès lors, se fatiguer constamment à prouver qu'une forme nouvelle ne diffère à aucun degré d'une forme ancienne?

Etat d'esprit singulier et contre lequel il

importe de réagir avec vigueur : que l'on soit fixiste, si l'esprit répugne à comprendre le sens des faits, mais que l'on agisse comme tel ; ou que l'on soit transformiste, mais que l'on se refuse alors à concilier l'inconciliable.

Assurément, il faut bien le reconnaître, les apparences inclinent parfois à laisser croire que les formes expérimentalement obtenues se rapprochent de formes déjà connues. Rien n'empêche d'admettre, d'ailleurs, qu'il n'en advienne parfois ainsi ; diverses circonstances peuvent évidemment aboutir à créer une similitude d'aspect. Mais de cette similitude on n'est en droit de tirer aucune conclusion ferme quant à la généalogie des êtres similaires. Trop de facteurs divers entrent en ligne de compte, pour que l'on puisse légitimement poser une affirmation de cet ordre. Mieux vaut se contenter de constater une coïncidence, le plus souvent, si l'on n'a aucune raison sérieuse pour admettre que l'être qui a servi d'objet dans l'expérience descend de celui duquel résulte, par hypothèse, une variation spontanée. Cela vaut d'autant mieux que, dans la plupart des cas, la ressemblance peut s'interpréter dans un sens aussi bien que dans l'autre. Par exemple, lorsque l'on cherche l'origine de la faune de mares salées très éloignées de la mer, et que l'expérience met en relief des ressemblances entre une forme de ces mares et une forme marine, on peut avec quelque certitude penser, non pas que la forme des mares provient de la forme marine, mais que l'une et l'autre proviennent d'individus semblables d'eau douce, adaptés à la salure. Pour préciser, lorsqu'on assiste à la transformation graduelle de *Fron-*

tania leucas en un autre Infusoire[1] très semblable à *F. marina*, on en tire légitime argument sur l'origine de la population des mares, car la ressemblance crée une très grande probabilité. Il s'agit en somme d'une adaptation encore actuelle et vraisemblablement récente. On est conduit à admettre que de cette adaptation résulte aussi bien *F. marina* des mers que *F. marina* des mares. En aucune façon, et contrairement aux apparences, il ne saurait être question d'un retour à une forme marine ancestrale.

D'ailleurs, dans le plus grand nombre des cas, les ressemblances résultent d'une interprétation forcée, de considérations sans fondement ou, au plus, d'une comparaison extrêmement superficielle. De tout ceci, nous avons rencontré des exemples quand, attribuant au froid le pouvoir de provoquer un arrêt de développement, on induit que les variations obtenues sont des arrêts de développement; ceux-ci, à leur tour, représentant par hypothèse un stade ancestral, l'individu considéré ne peut que revêtir la forme ancestrale. Une nourriture défectueuse conduit à une conclusion analogue par un raisonnement identique, série d'affirmations dont chacune demanderait une démonstration rigoureuse, précédée d'une définition très précise de tous les éléments : l'arrêt de développement, le stade ancestral, leurs relations réciproques représentent tout un monde de suppositions gratuites, d'interprétations fantaisistes avec très peu de vraisemblance.

Quant aux cas de ressemblance véritable et que l'on prend aisément pour des cas de réver-

1. Voir page 96.

sibilité, il s'agit en réalité de formes nouvelles. Seulement, ainsi qu'on l'a très justement dit, l'évolution ne se déroule pas nécessairement suivant une ligne droite ; toutes les formes, toutes les variations qui se succèdent ne se traduisent pas toutes par des aspects franchement différents les uns des autres ; des formes analogues apparaissent par intervalles, sans que cette analogie superficielle réponde à une analogie de constitution. En fait, lorsque une variation morphologique traduit l'acquisition d'un certain système d'échanges, et qu'après une nouvelle modification s'établit un système nouveau, celui-ci, quelles que soient ses traductions morphologiques, diffère à la fois de tous les précédents, la probabilité du retour à un système identique étant d'ailleurs pratiquement impossible. Nous avons eu déjà l'occasion de nous expliquer à ce sujet, mais son importance mérite qu'on y insiste. On se souvient, en particulier, des expériences de Sartory, relatives aux Moisissures modifiées par les trépidations et replacées dans l'état de repos. Or, si l'apparence semble indiquer un retour à la forme ancienne, l'analyse des processus montre que l'organisme n'est plus le même, puisque dans les phases successives par lesquelles passe cet organisme en se réadaptant à son ancien milieu, il en existe une au moins qui diffère très nettement des phases parcourues sous l'influence des trépidations. L'indication est extrêmement précieuse pour un organisme morphologiquement aussi peu compliqué.

Aussi bien n'est-elle pas la seule dont on puisse faire état. Pelseneer[1], qui a fréquemment insisté sur

1. *Op. cit.*

l'irréversibilité de l'évolution, en trouve la preuve dans l'étude comparée des Mollusques. Par eux déjà, nous avons pu nous rendre compte de la réalité du passage des organismes de la vie aquatique à la vie aérienne, et de la formation, sous l'influence de ce changement de milieu, d'un réseau vasculaire permettant la respiration aérienne. Corrélativement, la branchie se réduit à de simples vestiges ou disparaît complètement.



Fig. 11. — Formation d'un appareil respiratoire nouveau *b*, sans relation avec les cténidies anciennes (d'après Pelseneer).

Supposons maintenant qu'un Mollusque, sorti de l'eau, soit entraîné à reprendre une vie plus ou moins aquatique : sous cette influence nouvelle — ou renouvelée si l'on préfère, — les vestiges de branchies, s'il en existe, vont-ils reprendre leur ancienne importance anatomique et reconstituer l'organe respiratoire ancestral ? ou se reformera-t-il, de toutes pièces, une branchie construite sur le modèle et à la place de l'ancienne ? En passant de la vie aquatique à la vie aérienne, l'organisme a subi un changement profond, à ce point que, sous l'action d'un milieu très analogue à celui dans lequel vivaient ses ancêtres, il se comporte exactement comme si sa lignée était demeurée de tout temps étrangère à la vie aquatique. Voici les Physes (*Physa lamellata*), le plafond de leur cavité palléale ne possède plus aucune trace des branchies anciennes (cténidies), mais il

possède encore, quoique réduit, un réseau vasculaire, vestige de l'organe respiratoire aérien. Quant à la branchie actuelle, elle ne s'est formée ni à la place, ni à côté de l'ancienne, c'est un organe entièrement nouveau, constitué par une saillie du manteau (fig. 11). Une disposition très analogue caractérise les Planorbes, avec quelques différences de détail : la branchie, plissée chez les Physes, est lisse chez les Planorbes. Ces faits, éloquents par eux-mêmes, prêtent, cependant à une objection, spécieuse peut-être, mais non sans valeur : Physes et Planorbes sont bien revenus de l'air dans l'eau, mais les conditions de la vie aquatique actuelle ne diffèrent-elles pas sensiblement des conditions anciennes ? Ces Mollusques n'étaient-ils pas passés plutôt de l'eau de mer que de l'eau douce dans l'air ? Et ne pourrait-on attribuer les différences constatées dans les variations morphologiques aux différences dans les milieux ? Sans doute. Et alors à considérer les phénomènes sous cet angle, on aboutit à une conclusion du plus haut intérêt : les faits actuellement connus montrent bien, que l'adaptation en eau douce peut différer de l'adaptation en eau salée, mais ils montrent aussi que, dans tous les cas, l'organe ancestral a définitivement disparu. Ainsi, chez les *Siphonaria*, Pulmonés marins, également étudiés par Pelseneer, le « retour » aux conditions aquatiques détermine encore une formation nouvelle, indépendante des anciennes cténidies (fig. 12). Seulement, la branchie n'est pas, comme pour les Physes et les Planorbes, une expansion du manteau faisant saillie à l'extérieur, c'est une transformation de l'appareil respiratoire aérien. Cette différence du résultat

des interactions dépend-elle de la différence de milieu ou de celle des organismes? Au point de vue qui nous occupe, la question n'offre aucun intérêt, l'intérêt se concentrant tout entier sur ce fait que des animaux, placés dans des conditions analogues à des conditions anciennes, subissent une véritable adaptation nouvelle, se traduisant par des dispositions complètement indépendantes des dispositions ancestrales. L'irréversibilité de l'évolution ressort de ces faits avec la plus parfaite évidence.

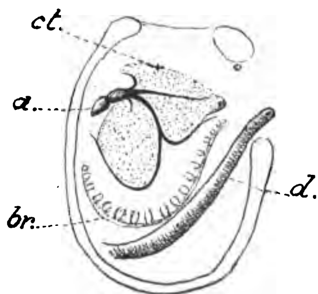


Fig. 12. — Transformation d'un réseau pulmonaire en branchies, sans relation avec les cténidies anciennes chez *Siphonaria*. *a*. cœur; *d*. rectum; *br*. branchies; *ct*. cténidies (d'après Pelseneer).

Et, par suite, apparaît avec une égale évidence l'inanité de la recherche des « formes ancestrales », lorsqu'on se trouve en présence d'adaptations actuelles. En dehors de cette considération, d'ordre général, qu'il est au moins contradictoire d'envisager l'évolution comme un mouvement circulaire, il est aussi abusif qu'arbitraire de chercher dans une disposition morphologique la disposition caractérisant les ancêtres, sous prétexte d'analogie prétendue entre un milieu actuel et un milieu ancestral. Dans l'hypothèse impossible où cette analogie recouvrirait une réalité, il reste toujours le fait que l'organisme lui-même a changé, puisqu'il a subi au moins une varion, et est, par cela même, devenu

incapable de reprendre exactement le même système d'échanges qu'auparavant : seules, des conséquences, morphologiques ou non, pourront s'ensuivre, dont le sens reste à déterminer dans chaque cas particulier.

2. — Variations successives et direction de l'évolution.

Toute variation morphologique représente donc, par essence, un aspect nouveau, traduit une constitution physico-chimique nouvelle de la substance vivante. Parmi ces variations, quelques-unes correspondent à un système d'échanges durable, elles se perpétuent dans la suite des générations. Sur ce point, l'expérience, aussi bien que l'observation biologique, apporte des faits incontestables.

Puisque telle est la nature des variations morphologiques issues de l'influence immédiate des conditions extérieures, l'évolution des formes en découle par voie de conséquence nécessaire, si l'on réduit le terme évolution au seul point de vue morphologique, à la simple signification d'une succession de formes. On aperçoit clairement, en effet, qu'une variation acquise pourra céder la place à une autre variation. Mais il est évident, aussi, qu'il existe entre les variations un certain rapport de continuité et non un mode de succession en quelque sorte arbitraire, au gré des changements successifs des conditions externes.

Suivant un point de vue classique, on admet que l'évolution générale des êtres n'étant qu'une

suite de variations légères, un changement notable doit nécessairement résulter d'une série de variations dans le même sens qui vont s'accumulant. Présenté dans ce langage étroitement morphologique, le phénomène général de l'évolution manque un peu de clarté. Si, avec l'école darwinienne, on envisage en outre l'*utilité* que peut avoir pour l'organisme cette série de variations morphologiques légères, le sens du phénomène s'obscurcit d'une façon très notable. Que nous apprend, à cet égard, l'expérience? L'expérience nous apprend que l'évolution consiste bien en variations successives et de faible amplitude, et que les variations d'amplitude vraiment grande ne paraissent guère compatibles avec l'existence. Mais elle nous apprend aussi et surtout que, pour un nouveau milieu donné, pour une action déterminée, un système d'échanges durable ne paraît pas s'établir nécessairement dès la première génération. Le plus souvent, au contraire, le système se transforme au cours des générations, jusqu'au moment où devenant durable, nulle autre modification n'interviendra, tant que persisteront les mêmes conditions externes. L'expérience nous apprend encore que, si les modifications successives du système d'échanges se manifestent parfois à chaque génération, grâce à un aspect constamment modifié, cette manifestation ne se produit pas dans tous les cas et que, parfois, une forme durable succède sans transition à un autre forme durable. L'histoire expérimentale des Moisissures est, à cet égard, singulièrement instructive. Soumises à l'action de trépidations avec une intensité moyenne, les Moisissures se transforment lentement, présentent

plusieurs formes successives pour aboutir à une forme qui paraît être la forme définitive, véritablement adéquate à l'ensemble des conditions en présence. Dans les cas où l'intensité de l'influence externe s'accroît, l'organisme aboutit au même état morphologique et s'y arrête. Cet état ne devient pas une phase intermédiaire; il représente la traduction maximum pour l'organisme des conditions en présence; seulement pour une intensité plus forte, la série des phases morphologiques se succède avec une rapidité beaucoup plus grande, quelques phases font défaut; tout se passe comme si l'organisme subissait *brusquement* un changement d'état apparent assez notable, alors que, simplement, les transformations intimes, quoique restant strictement comparables dans les deux cas, ne s'extériorisent pas toutes. Inversement, si au lieu de s'accroître, l'intensité diminue, les phases se succèdent avec lenteur et la transformation s'arrête en chemin, l'une des formes intermédiaires paraissant constituer la forme définitive.

Ainsi, pour un milieu donné, l'acquisition d'un système d'échanges durable se traduit par plusieurs formes, dont chacune caractérise des générations différentes, mais successives. Ces formes peuvent se présenter comme autant de dispositions particulières; tel est, par exemple, le cas des Moisissures dont aucune des formes intermédiaires ne permet de soupçonner l'aboutissant final. En d'autres cas, il semble qu'une seule et unique disposition aille se précisant. Les Pêchers de la Réunion constituent, à ce point de vue, un exemple intéressant : la persistance du feuillage s'établit lentement; vingt années suffisent à peine pour pro-

voquer une subpersistance du feuillage ; chaque année apporte, pour ainsi dire, un degré de plus dans la persistance. Tout se passe comme si chaque année, à la variation précédente s'ajoutait une variation de même sens, mais, en réalité, chaque année, s'établit une variation nouvelle entièrement différente, quoique morphologiquement comparable à la précédente. Les variations pourront se remplacer ainsi et l'une d'elles se traduire par la persistance totale du feuillage. Celle-ci n'était pas obtenue au moment où l'observation a pris fin. Peut-être la suite des années entraînera-t-elle une telle variation, peut-être l'influence climatérique n'y suffit-elle pas en raison même de son intensité ; peut-être aussi existe-t-il tel facteur interférent qui lui fasse obstacle. Bordage adopte cette manière de voir et invoque un antagonisme entre la croissance et la génération sexuelle. Nous n'entrerons pas dans le débat ; l'expérience continue et l'avenir se chargera de répondre : là n'est pas pour nous l'important.

Les Pêchers, nous l'avons vu, ne constituent pas un fait isolé ; rappellerai-je l'exemple des Annélides dont la cécité va s'accroissant dans la suite des générations ? ou encore les modifications successives des *Tubifex ?* Le phénomène se présente, en somme, comme un phénomène général sous des modalités diverses. Tout récemment, Woltereck [1], aboutissait, lui aussi, à constater cette évolution continue en comparant, au moyen de mesures précises et de statistiques, diverses formes locales de Daphnies. Nous parvenons aussi à considérer, *non pas une accumula-*

1. *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch.*, 1909.

tion de variations de même sens, mais une série de variations toutes différentes les unes des autres, appparaissant, soit avec les diverses phases d'une évolution individuelle, soit avec une série d'individus s'engendrant les uns les autres.

Comprendre les phénomènes de cette manière entraîne certaines conclusions dont l'intérêt ne saurait échapper.

Remarquons, tout d'abord, qu'admettre une accumulation de variations de même sens impose comme corollaire l'hypothèse que l'organisme se transforme nécessairement dans un sens déterminé sous l'influence d'une « tendance » interne, dont l'origine échappe complètement. Or, si, parfois, la série des variations successives porte à croire que l'organisme a suivi une certaine direction, ce n'est là qu'une constatation après coup, une illusion tenant à ce qu'il n'est tenu aucun compte des cas où les variations successives n'affectent entre elles aucun rapport morphologique. L'oubli de ces dernières résulte, soit de ce qu'elles n'ont pas survécu, soit de ce qu'on n'a pas constaté leur filiation. D'une façon comme de l'autre, les résultats constatés dépendent de l'ensemble des conditions, ils sont tous superposables. La morphologie nous trompe en nous suggérant, pour un même phénomène, des interprétations différentes. Question de langage, peut-être. Qui en niera l'importance ?

Cette conclusion n'est d'ailleurs pas la principale. Dans cette succession de variations morphologiques non durables réside peut-être l'explication rationnelle de ce fait que, à l'ordinaire, les formes intermédiaires ne coexistent pas avec les formes extrêmes. Il est effectivement rare de

rencontrer vivant côte à côte, dans la même région, des êtres pouvant se disposer en série continue, et lorsque cet enchaînement des formes vivantes existe, les faits récemment acquis permettent de l'imputer à des croisements variés. Parfois, les formes vraiment intermédiaires, au point de vue évolutif, s'étagent dans les terrains géologiques ; elles ont donc existé, mais elles ont disparu. On a voulu voir dans cette disparition un effet de la concurrence vitale, l'intervention directe et active de la sélection naturelle. Evidemment, si ces formes intermédiaires correspondaient à des variations vraiment durables, leur disparition et, plus généralement leur rareté, paraîtrait difficile à comprendre ; peut-être se verrait-on contraint de supposer qu'elles ont succombé sous la poussée de formes «plus évoluées», « mieux armées pour la lutte ». Ce langage, et tout ce qu'il suggère manque à la fois de précision et de fondement; le fait isolé, que diverses formes ne survivent pas, et ce fait seul, détermine et soutient l'ensemble de l'hypothèse. Les résultats expérimentaux nous conduisent à exprimer les phénomènes dans un langage tout différent, qui ne laisse à l'hypothèse qu'une part restreinte. Eclairées par l'expérience, en effet, ces formes intermédiaires nous apparaissent comme la réalisation explicite de systèmes d'échanges non durables.

Les organismes que caractérisent ces formes d'apparence intermédiaire ne portent en eux aucune faiblesse particulière, qui en fasse la victime désignée d'autres organismes, mais ils disparaissent en raison même des conditions de milieu qui les ont fait naître, soit qu'ils meurent

sans descendance, soit qu'ils engendrent des êtres différents d'eux-mêmes. Les variations se succèdent ainsi plus ou moins rapidement, jusqu'à ce que s'établisse un système d'échanges durable, se traduisant par une forme stable, qui devient, pour nous, la forme extrême. C'est à la fois une transformation et une suppression continues.

Cependant, les formes dites intermédiaires doivent être envisagées à un autre point de vue. En dehors même des résultats de croisements, ces formes ne sont pas toujours transitionnelles. En effet, nous l'avons vu, du progéniteur à l'engendré se produit parfois, sous une influence donnée, un écart morphologique très marqué, tandis qu'à côté, sous une influence assez analogue, quoique dissemblable, des individus de même forme acquièrent les uns par rapport aux autres un aspect considéré comme intermédiaire. Tel est le cas du *Lecanium* : sur l'Acacia, le *L. corni* devient directement *L. robiniarum*, sans que les états physico-chimiques intermédiaires se réalisent explicitement ; des formes d'apparence transitionnelle, correspondant à des états physico-chimiques très voisins, sont représentées par le *Lecanium* de la Vigne et celui de la Glycine.

Ceci nous conduit directement à interpréter, sans autre secours que les éléments connus, organisme et milieu, quelques faits spéciaux. L'expérience précise ce fait qu'une variation évolutive correspond à l'interaction d'un certain organisme et d'un certain milieu ; pour des organismes très voisins et pour des milieux à peine dissemblables, la variation évolutive se présente sous d'autres aspects, parmi lesquels quelques-

uns paraissent réaliser des dispositions morphologiques intermédiaires entre deux autres. Or, l'apparence ne correspond pas nécessairement à la réalité, puisque, d'une part, les êtres ainsi caractérisés font indéfiniment souche de rejetons conformés comme eux et que, d'autre part, cette expression morphologique ne résulte pas des interactions qui déterminent la forme considérée comme extrême. Généralement, sinon toujours, ces individus d'apparence transitionnelle vivent topographiquement séparés des individus porteurs des formes qu'ils sont censés relier ; à cette séparation, on attribue la persistance de l'être intermédiaire et l'on invoque un facteur secondaire : l'isolement ou *ségrégation*.

Les faunes insulaires, notamment, contiennent des « espèces » qui se rapportent à deux autres espèces existant sur le continent. On admet que la disjonction des terres, en isolant cette forme intermédiaire, l'a mise à l'abri des atteintes des individus plus évolués. Récemment encore, Trouëssart rappelait l'existence de termes de passage entre la Belette et l'Hermine, l'un en Irlande (*Putorius hibernicus*), l'autre dans l'île Saint-Thomas (*Putorius africanus*) [1].

Les données expérimentales nous autorisent à penser que ce ne sont pas vraiment là des formes de passage, mais des formes traduisant l'interaction d'un certain organisme et d'un certain milieu. Pour ce milieu et pour cet organisme la variation correspond à un système d'échanges et à une forme durables.

Ne remarque-t-on pas d'ailleurs par où pèche

1. *C. R. Acad. Sc.*, 1910.

l'hypothèse de la ségrégation dans ce cas spécial? Pourquoi le lambeau de terre qui devient une île renfermait-il des formes de passage à l'exclusion des formes terminales ? On se l'explique assez mal. Et si ces formes terminales s'y trouvaient, pourquoi auraient-elles respecté les intermédiaires, disparaissant plutôt sous leurs coups ? En vérité, ne semble-t-il pas plus rationnel, plus conforme aux faits expérimentaux de considérer ces aspects insulaires comme dus à l'influence du milieu même?

La séparation d'une île n'isole pas des individus déjà modifiés ou en voie de modification, elle isole des individus semblables à ceux qui demeurent sur le continent. Mais, parce que cette région devient une île et se trouve à une certaine latitude, les conditions d'existence se transforment, entraînant la transformation des êtres qui l'habitent. Les conditions, d'ailleurs, varient suivant les îles, de sorte que, en dépit d'un point de départ similaire, la transformation aboutit à des dispositions morphologiques différentes.

Ces dispositions morphologiques offrent-elles vraiment quelque analogie avec des formes transitionnelles effectives? Rien ne prouve que la réalisation morphologique de l'état intermédiaire vrai coïnciderait ou se rapprocherait des états dont il s'agit; rien ne s'oppose non plus à ce qu'une forme, transitionnelle dans certaines circonstances, soit durable en d'autres circonstances; mais, au surplus, nous n'ignorons pas que la réalisation morphologique d'états intermédiaires, si elle se produit parfois, ne se produit pas nécessairement.

Ainsi, dans le cas présent, la sélection naturelle

demeure sans valeur pour expliquer un processus évolutif qu'elle parvenait mal à faire comprendre, et, d'autre part, la ségrégation ne joue pas exactement le rôle qu'on lui attribue d'habitude.

Tandis que, en effet, la disparition constante des formes intermédiaires dépend uniquement de ce qu'elles ne se reproduisent pas identiques à elles-mêmes et ne peuvent le faire dans les conditions de milieu où elles vivent, par contre la soi-disant persistance de ces formes, dans des cas très spéciaux, résulte non pas de leur isolement, mais de ce que l'isolement plaçant un certain nombre d'individus de la forme ancestrale dans de nouvelles conditions, ces individus se sont transformés, acquérant un aspect que nous interprétons comme intermédiaire.

*
* *

La question de la direction de l'évolution se présente à un autre point de vue. Tout à l'heure, et comme encore conséquence des suggestions expérimentales, j'étais conduit à montrer comment la succession de variations sous l'influence du milieu chez une suite d'individus s'engendrant les uns les autres excluait la conception, fort entachée de finalisme, suivant laquelle l'organisme porterait en soi une tendance à varier toujours dans le même sens. Au fond, c'est à la même pensée que l'on obéit implicitement, quand on qualifie d'intermédiaires entre deux formes des formes qui en sont génétiquement indépendantes : l'organisme varierait donc fatalement dans une direction donnée.

Ce point de vue, assez ancien, a été repris, soutenu, érigé en système, si l'on peut dire, par Eimer[1]. A la suite d'études de morphologie comparée, tant sur le squelette des Vertébrés que sur la coloration des ailes des Lépidoptères, Eimer construit la théorie de l'*Orthogenèse* qui s'exprime essentiellement de la façon suivante : l'organisme renfermerait en lui des directions de développement prédéterminées ; il les suivrait fatalement et n'en pourrait suivre d'autres. Mais il ne les suivrait pas spontanément ; s'il passe d'une forme à l'autre, ce serait sous l'influence expresse des facteurs externes. Sous une forme un peu différente et beaucoup moins fouillée, le mutationisme exprime une idée assez voisine. Assurément, les « directions du développement » valent mieux que les « caractères latents ». Pour les unes comme pour les autres, toutefois, le rôle du milieu se réduit strictement à faire glisser un décor dissimulé dans la coulisse.

Eimer emprunte en partie les faits qui lui servent de point d'appui aux Lépidoptères groupés dans le genre *Papilio*.

En examinant leurs formes géographiques ou leurs formes locales et saisonnières, on rencontrerait constamment les mêmes modes de variation avec, entre eux, tous les intermédiaires. Ceux-ci, d'ailleurs, n'impliquent pas toujours la filiation, car si les variations s'effectuent parfois lentement, elles s'effectuent aussi bien par sauts brusques (phénomène qu'Eimer désigne sous le nom de *Halmatogenèse*), et l'on ne parvient à reconstituer la série des phases du « développement »

1. *Die Entstehung der Arten*, Leipzig. 1897-1901.

considéré, qu'en comparant des êtres issus des régions les plus diverses et les plus éloignées. Dans une région déterminée, l'action extérieure ayant donné le branle, toutes les lignées d'individus semblables se mettent à varier dans le même sens, avec seulement quelques particularités individuelles. Pour la coloration des ailes des *Papilio*, par exemple, on assisterait à la fragmentation des bandes longitudinales en points, à la juxtaposition de ceux-ci en bandes transversales, linéaires ou flexueuses ; la transformation s'effectuerait soit d'arrière en avant, soit de bas en haut, etc., avec action sexuelle secondaire, le sexe mâle paraissant jouer un rôle prépondérant.

Dans la pensée d'Eimer, toutes les lignées d'une région ne se développeraient pas toutes au même degré. Il admet que certains groupes d'individus cesseraient à un moment donné de subir l'influence extérieure ; cessant alors d'évoluer, ils entreraient en période d'arrêt ou *Génépistase ;* à l'arrêt correspondrait une certaine forme. L'évolution continuerait encore pour les autres groupes, chacun d'eux entrant plus ou moins tôt en Génépistase; un moment viendrait enfin où tous les individus cesseraient d'évoluer.

Chaque arrêt sur cette direction rectiligne se traduisant par un aspect spécial, les différences entre les points d'arrêt correspondraient à la séparation des « espèces ». Les points d'arrêt des divers groupes n'étant pas nécessairement équidistants, certaines formes se rapprocheraient plus entre elles, qu'elles ne se rapprocheraient de certaines autres : ainsi s'expliqueraient à la fois

les formes de passage et les hiatus dans une région considérée.

En outre, Eimer considère que l'arrêt du mouvement évolutif peut porter sur un caractère, tandis que le mouvement continue pour les autres : ce serait le phénomène qu'il désigne sous le nom de *Hétérépistase*.

Tel serait le processus général auquel les formes vivantes devraient les transformations successives qui les éloignent de la forme initiale, tout en établissant entre elles des différences diversement accentuées ; différences de degré, en quelque sorte, suivant le niveau auquel s'établissent les arrêts de tel ou tel groupe d'individus.

Que vaut ce point de vue et dans quelle mesure cadre-t-il avec les faits ? Quant à son principe même, il ne repose sur aucun fondement ; rien, dans les connaissances acquises ne permet d'avancer que l'organisme renferme des directions de développement indépendantes du milieu, que celui-ci déclancherait sans les déterminer. Ces « directions » sont sœurs des « territoires organoformatifs », des « caractères latents », des « gènes », des unités physiologiques de toutes sortes, issus de l'imagination de certains biologistes. Les faits mêmes qui ont suggéré cette hypothèse manquent de valeur démonstrative. Eimer n'a suivi aucune lignée des animaux dont il parle, il s'appuie sur de simples comparaisons, et l'ordre adopté pour la mise en série des formes ne relève que de l'arbitraire. Au surplus, l'appréciation même de ces formes paraît subjective à un haut degré, si l'on en juge par les reproductions coloriées que l'auteur donne des *Papilio* :

après examen des planches, on ne se sent nullement convaincu que les bandes diversement disposées se soient fragmentées en points et que ceux-ci se soient soudés en d'autres bandes.

L'hypothèse d'Eimer renferme cependant une parcelle de vérité, comme il est assez fréquent dans toute hypothèse. Sans doute, il ne saurait être question de trouver dans les faits la démonstration d'une tendance interne ; tout, au contraire, — il faut toujours y insister — nous incline à repousser ces tendances internes indépendantes de l'organisme, mais le dirigeant. Là ne réside pas, évidemment, la parcelle de vérité ; elle réside dans ce fait que l'organisme ne varie certainement pas, ne peut pas varier d'une façon absolument quelconque, qu'il est lié à un certain nombre de possibilités.

Non, assurément, aucun organisme n'est susceptible, à un moment donné, d'un nombre infini de variations ; si plastiques puissent-ils être, les changements morphologiques qu'ils éprouvent se meuvent dans un cercle relativement étroit. Aussi bien pour les animaux que pour les plantes, les interactions d'un même complexe se manifestent par un nombre assez restreint de formes. Il suffit, pour s'en convaincre, de procéder à quelques expériences en variant les conditions externes, pour un matériel toujours comparable à lui-même. Nous ne comprendrions pas qu'il en advienne autrement. Qu'est-ce, en effet, qu'un être vivant, sinon un complexe physico-chimique variable. Les éléments de ce complexe possèdent des affinités et, pour aussi grand qu'on le veuille supposer, le nombre en est nécessairement limité ; plus limité encore est celui des variations morphologiques qui ne traduisent que

très partiellement les variations de la constitution physico-chimique. Si nous convenions de donner aux affinités le nom de « direction de développement », la théorie d'Eimer deviendrait un peu plus admissible. Cette convention n'offrant aucun intérêt, mieux vaut rechercher les conséquences des affinités.

Supposons donc un individu placé dans des conditions de milieu déterminées ; parmi tous les systèmes d'échanges possibles, un seul correspond aux conditions déterminées : il se réalise plus lentement ou plus vite, et se traduit ou non par une variation morphologique. Tel est le phénomène que nous observons et que nous reproduisons expérimentalement.

Que se passe-t-il après ?

La variation une fois établie, exprimant une modification durable dans le système d'échanges, exprime, par suite, que l'organisme a subi un changement, et tel, qu'il n'est évidemment plus le même organisme ; il ne possède donc plus les mêmes affinités, il représente un nouveau complexe physico-chimique, résultant aussi bien du complexe précédent que des interactions qui sont intervenues sous l'incidence externe.

Dès lors, si cet organisme — l'individu ou ses descendants — se trouve un jour placé dans de nouvelles conditions de milieu, il n'arrivera jamais que ces conditions incidentes provoquent une interaction qui soit la continuation réelle des interactions antécédentes ; ce sont d'autres affinités qui entrent en jeu, partant d'autres interactions et d'autres variations se conditionnant l'une l'autre, sans être la suite l'une de l'autre, se traduisant ou non morphologiquement.

Considérons, par exemple, les Littorines émergées devenues aériennes ; la variation produite par le changement complet de milieu se traduit par l'apparition d'un appareil de respiration à l'air libre. Cette formation s'est progressivement constituée, non en vertu d'une direction préétablie, mais par une suite de variations déterminées par les circonstances extérieures. Pour cet organisme, et dans ces circonstances, les interactions possibles se sont traduites, entre autres, par les variations relatives à l'appareil respiratoire. S'il n'en avait pas été ainsi les Littorines n'auraient pas survécu où auraient été différentes. Certaines, sans doute, ont disparu, dont les interactions ne correspondaient pas suffisamment aux conditions nouvelles.

Ici encore, du reste, l'expérience vient à l'appui de l'observation biologique. On n'a pas oublié la façon dont se comportent, par rapport à une solution de bromure de potassium, deux lots de Paramécies appartenant tous deux à la même lignée, mais dont l'un a vécu dans les conditions normales, tandis que l'autre a été adapté à la vie dans l'eau salée : celui-ci résiste bien davantage à l'action du bromure, dénotant par sa résistance même des affinités non semblables aux affinités de l'autre lot issu de la même souche. La différence provient nécessairement de l'acquisition d'affinités nouvelles.

Ainsi, sur une variation se greffent d'autres variations, apparaissant au gré des modifications successives ou simultanées du milieu. sans qu'il y ait lieu de tenir compte d'une limitation par une tendance interne, dirigeant l'organisme dans des voies inéluctables.

En fait de tendances, l'organisme possède seu-

lement des affinités : leur nombre en est évidemment restreint pour un individu actuellement considéré ; mais, en principe, ce nombre est illimité pour une suite d'individus, chaque combinaison nouvelle déterminant des affinités nouvelles. On n'en peut prévoir ni le sens, ni l'ordre de succession.

3. — Action du milieu et sélection naturelle.

Dans tout ceci, il ne s'agit que d'interaction de l'organisme et du milieu, se traduisant ou non, dans les conditions précédemment exposées [1], par une conformation morphologique.

Parfois, cette conformation paraît si particulièrement appropriée à la vie, que de bons esprits en conçoivent des doutes sur la légitimité de nos inductions. Ils se demandent si, véritablement, on est en droit de nier toute intention de but poursuivi et atteint, considérant l'adaptation, non comme la constatation après coup d'un résultat qui aurait pu ne pas se produire, mais comme le résultat nécessaire de l'interaction du complexé organisme × milieu, ce qui parait absurde. L'opinion se trouve ainsi ballottée entre les tendances mystiques, favorisées par l'apparence, et les conclusions rationnelles dérivant en ligne droite de l'expérience.

On ne s'avise point que, compris dans son sens large, le mot *interaction* s'applique non seulement au fonctionnement d'appareils morphologiquement et nettement délimités, mais à l'organisme entier, que la « fonction respiratoire », pour

1. Chap. III.

employer ce mot défectueux et non définissable convenablement, n'exprime pas une branchie ou un poumon, mais l'obligation pour les échanges de la substance vivante de s'établir en fonction de l'oxygène que renferme le milieu. Par suite, toute disposition morphologique, sans en excepter aucune, traduisant un certain état physico-chimique, répondrait à une fonction, car on doit attribuer, à ce point de vue, une signification équivalente aussi bien à un appareil anatomiquement compliqué qu'à un simple trait de coloration ou qu'à une proéminence légère de la peau. Pour qui s'efforce de pousser l'analyse dans ses détails, l'un est aussi facile ou aussi difficile à comprendre que l'autre. Assurément, nul ne parvient encore à concevoir le processus du phénomène d'adaptation et sa traduction morphologique dans chaque cas particulier; constatant seulement sa réalité chez l'individu, on a mis en évidence la pérennité de ses effets dans les lignées. Pouvait-on faire davantage, et peut-on refuser d'admettre des résultats indéniables, parce que les processus échappent encore à l'analyse?

L'opposition soulevée par la notion que de l'interaction d'un organisme à un état quelconque et du milieu résultent des variations parfois durables dans les lignées découle de causes diverses; la difficulté de comprendre un processus en est certainement une. Et certains biologistes parviennent à satisfaire à la fois leurs constatations positives et les doutes de leur esprit, en s'abritant dans l'adaptation indirecte.

Depuis Darwin, en effet, diverses écoles — plus exactement toute une école divisée en fractions, sous le couvert de simples étiquettes —

cherchent à expliquer l'évolution, en réduisant au minimum l'action du milieu. Le milieu ne produirait pas les variations, il ne les créerait à aucun degré ; il mettrait seulement en branle la fameuse « tendance » à varier et serait un agent de sélection. Les variations seraient fortuites, sans qu'il y ait lieu de s'inquiéter de savoir d'où elles viennent. Et si, chez Darwin, cette indifférence tenait à ce qu'il envisageait la question à un point de vue spécial, chez nombre d'autres, elle répond à cette conception, explicitement inavouée, que les êtres vivants possèdent leur entière conformation depuis le commencement des siècles, mais conformation à plusieurs tableaux se substituant les uns aux autres. A cette conception se ramène la « variation germinale » de Weismann. Tout d'abord intransigeant et considérant la variation germinale comme indépendante du milieu, Weismann fut, cependant, contraint par les faits d'accorder, sur ce point, quelques concessions. Parmi ses disciples, certains se résignent à admettre l'influence du milieu au point de vue évolutif, mais intervenant exclusivement sur les produits sexuels en voie de formation et comme mettant en branle un « déterminant », sans qu'il puisse y avoir aucune liaison véritable entre une modification quelconque du soma et les modifications du germen. Chaque élément germinal subit ainsi une une modification, dès ce moment déterminée, dont la forme apparaîtra au cours du développement embryonnaire et indépendamment du milieu dans lequel ce développement s'effectue.

Ces prémisses étant données, à quel phénomène correspondra, au dire des auteurs, l'adaptation comprise comme la mise en harmonie de l'orga-

nisme et du milieu ? Voici : à tout instant, depuis le début de leur développement embryonnaire, les individus se trouvent porteurs de caractères morphologiques nouveaux relativement à leurs ascendants immédiats. Sans insister sur l'origine de ces caractères, il y a simplement lieu de se demander si, pour ces individus anormalement conformés, un caractère « nouveau » présente un *avantage* ou un *désavantage*, relativement aux conditions ambiantes; constituant un avantage, il confère aussitôt aux individus une prééminence sur leurs congénères; devenus les « plus aptes », ils persistent, tandis que les autres meurent soit par suppression brutale, soit parce que les moyens de vivre leur sont enlevés; et ceux-là seuls persisteront dont la conformation présente le même « avantage ». Mais de l'interaction avec le milieu dans lequel parviennent ces individus ne résulte aucune variation, adaptative ou non : une variation étant donnée, elle coïncide ou elle ne coïncide pas avec les exigences environnantes. Voilà tout. Si elle coïncide, l'organisme se trouve adapté par ce seul fait et passivement. Le hasard seul décide. Telle est l'adaptation indirecte effet de la sélection naturelle.

Sous sa forme parfaitement orthodoxe, l'adaptation indirecte ne répond à aucune réalité. Cependant, abstraction faite du côté mystérieux, les phénomènes évolutifs ne reconnaissent-ils vraiment aucun facteur en dehors de l'action du milieu ? Assurément non, et si divers faits donnent le change à quiconque se contente d'une vue superficielle, tous, en réalité, se ramènent à la même explication générale. J'ai indiqué, à diverses reprises, qu'un groupe d'individus, bien que de

souche immédiatement commune, présentaient, cependant, entre eux des différences assez grandes, pour que de leur interaction avec le milieu résultassent des aspects morphologiques dissemblables ; le milieu paraissant être le même, les néo-darwiniens en concluent que les variations préxistaient. Or, j'ai insisté sur ce fait que ces différences initiales provenaient des circonstances qui ont entouré la formation des œufs, l'évolution des larves, etc. Chaque élément sexuel constitue indiscutablement un complexe avec le milieu dès le moment de son apparition ; ce complexe évoluant, comme conséquence des interactions dont il est le siège, à un moment quelconque l'élément sexuel diffère nécessairement de ce qu'il était au moment précédent. Lorsqu'il y a eu fécondation, un nouveau complexe s'est constitué entre l'œuf issu de la fécondation et le milieu; les interactions de ce nouveau complexe sont conditionnées par les interactions des complexes précédents. En définitive, des interactions incessantes dépend la constitution future de l'être en voie de développement, sans qu'il y ait lieu de distinguer germen ou soma, sans qu'on ait le droit de dire que les variations produites l'ont été à un moment plutôt qu'à un autre.

Tous les individus se trouvent ainsi engagés dans une interaction continue; si l'on néglige une phase initiale, les variations qui y correspondent sont prises pour des variations fortuites; si l'on méconnaît l'une des phases suivantes, les variations « fortuites » ont, en outre, l'air d'être préalablement adaptées. A chaque moment, plusieurs individus peuvent disparaître, parce qu'il

ne s'établit pas pour eux un système d'échanges compatible avec l'existence.

Faut-il préciser encore, dans la limite de nos expériences. Lorsqu'on soumet une plante à un traumatisme violent (c'est un des faits qui ont donné le change) la nutrition générale en ressent, nous l'avons vu, un important contre-coup. Mais celui-ci ne se fait pas sentir seulement sur l'individu mutilé ; la modification porte sur les bourgeons et sur les graines que produit la plante. Or, si la mutilation, dans le cas particulier des végétaux, entraîne un changement du métabolisme, par suite du trouble apporté à la circulation de la sève, il ne s'ensuit pas que la constitution physico-chimique du végétal mutilé devienne celle d'un végétal dont l'aspect correspondrait précisément à cette mutilation. Les variations que subissent les graines demeurent sans rapport morphologique avec la déformation violente imprimée à la plante-mère. De plus, les graines qui se forment dans les conditions nouvelles de nutrition subissent toutes nécessairement une action qui lui est propre, de sorte que les descendants d'une même plante diffèrent tous les uns des autres bien que présentant des similitudes qui permettent des groupements arbitraires. Les modifications ne se traduisent pas nécessairement à l'extérieur, mais elles se manifestent plus tôt ou plus tard, lorsque les graines semées donnent à leur tour une plante adulte. Semées dans le terrain où se sont développés leurs parents, ces graines donnent des plantes différentes à un degré quelconque de ces parents médiats et immédiats, ces différences ne sont point celles que présenteraient des plantes issues de parents non mutilés et cultivées dans des condi-

tions analogues. Les graines s'étant formées dans des conditions données se développeront nécessairement dans d'autres conditions et ce changement détermine des variations du système d'échanges d'où résultent des individus diversement conformés. Chacune des formations nouvelles n'est pas nécessairement durable; même il peut advenir qu'aucune d'elles ne le soit; ces plantes, néanmoins se développent, donnent à leur tour des graines qui, placées dans des conditions analogues, aboutissent encore à des formes très diverses et qui, pour une part, ne sont celles ni des parents immédiats, ni celles de la plante mutilée. Ces formes ne dérivent pas exclusivement de la modification imprimée aux graines, mais de la série des interactions. Le phénomène continue ainsi pendant plusieurs générations; parmi toutes les variations produites il peut s'en trouver qui soit durable et se maintienne dans la suite.

Ce phénomène, les botanistes le caractérisent en disant que la plante est *affolée ;* l'affolement exprime simplement que des graines diversement constituées se sont développées dans des conditions différentes de celles où a vécu la plante dont elles proviennent. Chez les animaux[1], les interactions entraînent également des modifications importantes des spermatozoïdes ou des ovules, et aboutissent à des résultats du même ordre ; c'est ce que certains auteurs appellent « hérédité dissemblable », expression contradictoire dans les termes, dont il nous suffit de comprendre le

1. Relativement aux animaux, les recherches de Tower (1906) sur la Chrysomèle des pommes de terre donnent des indications de même ordre : l'action extérieure (humidité, température) sur les *adultes* détermine la production d'une progéniture assez variée.

sens. Le phénomène ne renferme en soi rien de mystérieux, il ne met pas en évidence un facteur spécial de sélection, mais bien l'interaction permanente des organismes et des milieux. En même temps, ressort l'identité des variations que l'on prétend distinguer en *fluctuations* (individuelles) et *mutations* (héréditaires). A titre d'exemple, considérons un plant de maïs mutilé fournissant des graines, dont quelques-unes aboutissent à des individus caractérisés par la fasciation du panicule : les descendants de ces derniers peuvent se grouper arbitrairement en six formes différentes, toutes d'amplitude équivalente, dont une seule (épi latéral hermaphrodite) se montre durable[1]. Si nous admettons, avec certains auteurs, que le milieu déclanche des caractères « prédéterminés » et non que ceux-ci résultent de l'interaction du complexe organisme $\times$ milieu, comment comprendre qu'une même action extérieure, agissant sur des éléments germinaux, provoque à la fois l'apparition d'un caractère appartenant à l'ordre des mutations et de cinq autres caractères qui ne sont que des fluctuations? Analyser ainsi les variations non seulement est contraire à l'observation, mais encore mène à l'absurdité.

Examinons, au surplus, la variation durable — épi latéral hermaphrodite, changement de coloration d'une aile — elle n'est pas fortuite, puisque nous connaissons le double changement de milieu d'où elle provient ; ce double changement interdit, en outre, d'affirmer que le « caractère » préexistait dans l'être. Et l'on en revient constamment à la même conclusion : la forme consi-

1. Blaringhem, *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 1905.

dérée exprime une constitution physico-chimique en fonction d'incidences externes déterminées; appréciée au point de vue anthropomorphique, on ne saisit peut-être pas les rapports fonctionnels de cette forme avec le milieu ; mais, appréciée à un point de vue plus objectif, on n'aperçoit aucune différence essentielle entre cette forme et telle autre, dont les relations fonctionnelles avec le milieu paraissent plus étroites.

Un aspect un peu différent de la question nous est offert par les animaux dont le développement s'effectue, en tout ou partie, dans un milieu différent de celui où doit vivre l'animal adulte. Ce sont tous ceux qui atteignent la forme définitive dans un œuf ou dans l'utérus maternel. Les enveloppes de l'œuf, ni l'organisme maternel, ne font d'eux rien autre que des complexes organisme × milieu dont ces enveloppes et cet organisme maternel font partie intégrante. Les expériences d'embryologie, depuis Dareste, ont mis ce fait hors de doute. Chez eux apparaissent des variations morphologiques extrêmement diverses, depuis les plus légères relativement aux parents, jusqu'aux monstruosités de très grande amplitude. En raison même de cette amplitude, les individus qui en sont porteurs cessent souvent de vivre, sinon avant d'avoir atteint le terme de leur développement, du moins au moment de la *naissance*. Naître, en effet, c'est passer d'un milieu dans un autre et s'il advenait qu'une de ces variations à très grande amplitude se maintint jusque-là, les moyens lui feraient défaut pour persister dans les conditions nouvelles. Mais s'il survient un veau sans cornes ou à cornes dédoublées, un mouton à poils lisse, un chien poly-

dactyle ou tout autre animal porteur d'une « anomalie » dont la faible amplitude ne diffère pas sensiblement de mille autres variations, le caractère nouveau ne constitue ni une impossibilité, ni une difficulté pour la persistance de l'être dans le milieu extérieur. Ce caractère correspondait au cours de la vie embryonnaire à un certain système d'échanges, il reste compatible avec un système d'échanges extra-embryonnaire, et nous constatons qu'il peut persister dans la lignée.

D'aucuns voudraient voir dans ce phénomène ou ses analogues une sorte de prévision des nécessités de la vie libre, une adaptation préalable. Quels avantages spéciaux confère-t-il à l'animal par rapport au milieu nouveau ? En vain, j'ai suivi des générations successives de chiens polydactyles ou des lignées d'animaux aux membres plus ou moins atrophiés, sans découvrir quel profit l'animal retirait de sa conformation, ne doutant pas un instant que cet aspect ne répondît aux interactions de la période embryonnaire, que, si son utilité anthropomorphique m'échappait, si même elle me paraissait constituer plutôt un inconvénient, elle n'en est pas moins apparu en fonction d'un certain milieu. Il peut évidemment arriver que l'animal étant, à sa naissance, placé dans des conditions nouvelles, et du fait même de son organisation, subisse une nouvelle modification ; mais de ce que les conditions de vie ont paru différer considérablement[1] au point de vue arbitraire de l'observateur, il ne s'ensuit nullement, au contraire,

1. Pendant la formation des produits sexuels — pendant le développement — à la naissance.

que les unes aient préparé l'individu à vivre dans les autres et celles-ci dans les troisièmes, en lui *conférant un très problématique avantage*. Bien des organes « rudimentaires » dont la persistance étonne, tels que les moignons de pattes de certains reptiles, les moignons d'ailes de certains insectes, etc., proviennent évidemment de ces productions embryonnaires qui ont persisté à la vie libre.

Ainsi, constamment, on est ramené à comprendre que l'évolution des organismes dépend en fin de compte des interactions du complexe organisme $\times$ milieu.

4. — Progrès ou regrès ?

Ces variations, dont la réalité s'affirme, réalisent-elles un progrès ? Telle est la question que l'on pose souvent et que maint biologiste croit devoir envisager. Si, comme il arrive souvent, on apprécie l'évolution à un point de vue anthropomorphique, on enregistre à titre de progrès, soit un changement ou une complication anatomique, soit une constitution physiologique nouvelle que l'homme pourrait utiliser. L'homme « perfectionne » sans relâche les êtres dont il tire parti, comme il « améliore » les rouages d'une machine, etc. Industriel ou commerçant, l'homme a le droit d'apprécier sous cet angle. Mais lorsque quittant le terrain de la pratique, on se place sur celui de la science, on n'a pas le droit de porter les mêmes jugements. Ce n'est plus relativement à l'homme qu'il faut envisager les changements, mais dans leur réalité essentielle. Alors on ne constate ni progrès, ni regrès mais simplement

une modification nouvelle. Que celle-ci se traduise par une complication morphologique ou par une simplification ou par la simple substitution d'un aspect extérieur à un autre, ou qu'il n'en résulte aucun changement visible, elle est un élément de l'évolution générale.

5. — L'hérédité et la variation.

Hérédité !... ce terme évoque à l'ordinaire tout un monde de problèmes obscurs que les dissertations verbales sur les déterminants, les gènes, etc., n'aideront certes point à résoudre.

Nous constatons un phénomène de continuité relative, la ressemblance très grande des engendrés vis-à-vis des progéniteurs. En vain les expériences de mendélisme tendent à remplacer la continuité globale de l'organisme par une continuité fragmentaire : sur le mécanisme même de cette continuité, nous n'apprenons rien. En vain, on croisera les « races » les plus diverses : la rigidité des règles mendéliennes n'en sortira peut-être pas indemne, nous ne connaîtrons pas mieux l'hérédité. Le point de vue reste limité, superficiel, dans la mesure où prétendant à se muer en une théorie générale du monde vivant, il oppose hérédité à variation.

L'hérédité, dit-on alors, serait un processus de répétition *fatale* des mêmes *formes* dans une lignée. Si, avec les mutationistes-mendéliens intransigeants nous envisageons ainsi l'hérédité, nous devons évidemment renoncer à comprendre l'évolution, car il faudrait partir de ce principe que tout « caractère » qui se transforme, et parce qu'il se transforme, n'était pas hérédi-

taire[1]. Poussant alors la logique jusqu'à son terme ultime, on devrait repousser le transformisme sans autre examen et en principe, sous peine de tomber dans la plus évidente contradiction. En effet, si les mutationistes-mendéliens admettent l'évolution, c'est par le moyen de changements brusques et immédiatement héréditaires, résultant d'une variation germinale. Or, somatique ou germinal, un changement quelconque porte toujours sur un ou plusieurs « caractères » ; par suite, en vertu du même raisonnement, ce caractère n'était pas héréditaire, et celui qui le remplace ne le sera pas davantage : l'évolution serait alors impossible, hérédité et variation sont deux termes contradictoires. Si telle était vraiment l'hérédité, tout changement se réduirait à une apparence et résulterait d'un simple chassé-croisé de « caractères ».

De plus en plus, la distinction entre germen et soma paraît subtile ; et l'argument bien connu de la multiplication des plantes par bouturage, de la régénération de nombreux animaux aux dépens d'un fragment quelconque du corps résoud la question, puisqu'il montre que très souvent, tout élément du soma reproduit l'être, y compris son germen. Si, pour répondre à l'argument, on suppose avec Weismann que toute cellule du soma renferme un fragment de germen, j'ai bien le droit d'affirmer que cette concession revient à nier la distinction des deux substances.

Assurément, aucune disposition, morphologique ou autre, ne se perpétue que dans la

1. CUÉNOT. *Op. cit.*

mesure où elle intéresse les cellules sexuelles là où elles sont différenciées, et nous avons essayé d'établir que l'organisme formant un tout, dont les parties agissent les unes sur les autres, les cellules sexuelles acquéraient la constitution commune à tous les éléments de l'individu. Mais de ce que les éléments sexuels jouent nécessairement le rôle d' « intermédiaires » entre les lignées, puisqu'ils sont la parcelle d'individu qui continue, il ne s'ensuit pas que ces éléments doivent être modifiés les premiers. Cela ne résulte ni de l'expérience, ni du raisonnement.

A exposer ainsi les phénomènes, on se heurte à des impossibilités de fait, puisque la variation évolutive ne provoque aucune contestation sérieuse, et que ceux-là mêmes qui la nient implicitement l'acceptent et se fondent sur elle. Le tort consiste à voir dans l'hérédité un processus nécessaire de continuité et d'identité et de lui opposer, comme contraire, le processus de variation. Non, l'hérédité ne se réduit pas à la continuité, il faut la concevoir comme la continuité d'une substance dans un certain état et considérer qu'une telle continuité, au même titre que tous les phénomènes, est, elle aussi, relative aux conditions externes, même si elle affecte les apparences de la succession mendélienne, ainsi que l'a montré Tower.

En considérant ainsi l'organisme vis-à-vis du milieu, on se place sur le vrai terrain. Parler de système d'échanges durables ou non se rapporte à quelque chose de moins imprécis qu'invoquer d'irréels déterminants ou des gènes inaccessibles, et seul ce langage permettra de tirer des expériences et des observations les conclusions qu'elles

comportent. Au reste, résumant un point de vue, il s'appuie sur quelques indications suggestives. En affirmant, par exemple, que la durabilité du changement éprouvé par un organisme correspond, comme ce changement lui-même, au mode d'action du facteur incident et non pas à la traduction morphologique de ce changement, la question avance de quelques lignes, et l'on en vient à considérer avec plus de précision l'intensité relative ou la durée des actions efficientes. N'avons-nous pas vu que des œufs d'oiseau, soumis aux vibrations mécaniques pendant quelques secondes, n'acquièrent vraisemblablement pas un système d'échanges comparable à celui des œufs qui subissent ces vibrations pendant un temps plus long ? Les premiers, en effet, *après un court repos*, aboutissent à une morphologie normale, ce qui n'est jamais le cas des seconds. On est ainsi logiquement conduit à dire que la substance vivante subit des transformations différentes suivant le mode de l'action efficiente.

Mesurons, au surplus, la difficulté de la question. On considère, en général, l'évolution comme nécessairement liée à des variations successives dont chacune persiste en dehors de l'action qui l'a produite. Toute autre manière de voir paraît insoutenable. Cependant, à pousser à fond l'analyse, on en arrive à se demander si la pérennité relative, en fonction de l'influence constante du milieu, ne suffit pas pour permettre des transformations successives, et pour aboutir, par cette voie indirecte, à l'hérédité proprement dite. Observons, en effet, que les organismes qui changent de milieu demeurent dans le second milieu pendant

une très longue période de temps. La plupart des animaux et des plantes d'eau douce, qui ont acquis sous cette influence certains aspects, restent indéfiniment dulcicoles et conservent par suite la forme acquise. Supposons cette forme individuelle, les êtres dont il s'agit paraîtront reprendre la forme antécédente, s'ils retournent dans l'eau salée, leur ancien milieu, et à cette seule condition. Mais ce retour ne représente pas la seule éventualité possible. Changés de conditions de vie, la mise hors de l'eau aura autant de chances de se produire que le passage dans l'eau salée. Or, remarquons-le, même strictement individuelle, la constitution des êtres dulcicoles diffère de la constitution de leurs ascendants marins ; passant de l'eau douce à l'air, les réactions de ces êtres différeront donc des réactions qu'ils auraient manifestées en passant de l'eau de mer à l'air. Et ainsi pourront se succéder des transformations dont aucune ne nécessite, pour se produire, la pérennité absolue de la précédente. Cette pérennité s'établira, d'ailleurs, fatalement d'une façon relative, puisque les milieux différeront constamment l'un de l'autre, tant que l'être ne retournera pas dans les conditions immédiatement antécédentes : de l'eau de mer à l'eau douce, de l'eau douce à l'air, de l'air à l'eau de mer, telle serait, par exemple, la série dont tous les termes *consécutifs* diffèrent.

Ce point de vue résulte pour moi de suggestions expérimentales et de la logique des faits, bien plus que d'un ensemble de données. Observons, cependant, ce qui advient des œufs d'oiseaux soumis aux vibrations mécaniques pendant un court espace de temps : placés au repos, c'est-à-dire

dans le milieu antécédent, avant l'incubation, leur développement s'effectuera normalement en apparence; mais, mis en étuve aussitôt après l'action vibratoire, c'est-à-dire dans un milieu différent du milieu originel, le développement aboutit à des variations diverses. Kammerer, de son côté, nous fournit l'indication qu'une variation morphologique à peine individuelle — puisque, pour l'individu même, elle ne résiste pas au retour des conditions anciennes — dérivait, cependant, d'une transformation physico-chimique suffisante pour influencer les descendants. Il n'est pas absurde de penser que, sous l'influence d'un nouveau changement de milieu, l'individu modifié de façon si peu durable en apparence eut réagit tout autrement qu'avant d'avoir subi cette modification.

Parvenus à ce tournant, nous ne pouvons nous y arrêter. N'aperçoit-on pas qu'un organisme — individu ou lignée — ne retrouve jamais les conditions antécédentes, quelle que soit la nature des milieux consécutifs. Si faiblement que cela paraisse à l'observateur, les conditions du complexe organisme × milieu varient, et à tout instant varient les systèmes d'échanges. Et il n'en peut être autrement : à supposer, en effet, qu'une modification du milieu ramène des conditions antérieures, l'organisme, toutefois, a changé, de sorte que l'un des composants, au moins, du complexe n'étant plus le même, les interactions diffèrent, et le nouveau système d'échanges ne pourra pas être le système antécédent. Le complexe organisme × milieu évolue, donc, d'une façon constante, d'une façon plus ou moins perceptible, comme conséquence des interactions;

incessamment, les systèmes d'échanges se transforment, transformation souvent cachée sous une apparente pérennité. Par suite, l'hérédité n'est jamais intégrale, si on l'envisage comme la continuité de substance et d'état physico-chimique, soit chez l'individu considéré à des moments successifs, soit chez une suite d'individus rattachés par des liens de descendance, le double point de vue se confondant avec celui d'une lignée envisagée dans son ensemble et dans laquelle l'observateur fait des coupures à son gré et à des moments quelconques.

Ce que l'on appelle Hérédité correspond, donc, à ce fait que l'état physico-chimique du parent conditionne l'état physico-chimique du descendant en fonction du milieu : c'est la continuité sans l'identité, c'est l'évolution nécessaire et irréversible des complexes organisme × milieu résultant uniquement du fonctionnement de ces complexes.

6. — Conclusion.

En attribuant exclusivement aux interactions de l'organisme et du milieu les transformations des êtres et la diversité de ces transformations, n'encourons-nous pas le reproche d'apercevoir les phénomènes sous un jour simpliste ? Deux points de vue essentiels se trouvent seuls en présence : création ou évolution.

Si nous renonçons à trouver dans le milieu la source des transformations, où chercherons-nous leur origine ? Nous sortons nécessairement du transformisme pour entrer dans le créationnisme et son cortège téléologique. Sous quelque forme

que l'on présente les variations, en dehors des interactions, nous sommes obligatoirement entraînés à conclure qu'elles préexistaient, que la substance vivante se ramènerait à un agrégat de caractères venant successivement au jour. L'évolution se comprendrait alors au sens ancien de préformation, ses différents stades seraient, au même titre qu'ils le seraient pour le développement embryonnaire, une simple mosaïque. Or, dans les cas où il semble y avoir mosaïque, elle ne concorde pas avec l'ensemble des données expérimentales ; elle nous est apparue comme relative à certaines conditions, grâce auxquelles, en dépit de la variation continue des systèmes d'échanges, les manifestations extérieures restent semblables à elles-mêmes, masquant une épigenèse véritable. C'est l'épigenèse que nous devons également concevoir pour la succession des individus dans la lignée. Les phénomènes, à ce point de vue, se confondent. Ainsi, du créationnisme, quelle que soit sa forme, l'expérience ne laisse rien subsister. Il n'est qu'affirmations péremptoires et peu fondées qui mettent en jeu des « déterminants », des « territoires » purement imaginaires, cachant, au fond, sous un verbalisme compliqué, le renoncement à comprendre, puisque la recherche cesse au moment même où elle devrait commencer.

A l'évolution, au contraire, l'expérience apporte une éclatante confirmation. On la conçoit, nécessairement, comme le résultat des interactions permanentes de l'organisme et du milieu.

C'est à cette interaction exclusive que la recherche nous ramène infailliblement. A l'heure actuelle, nous nous sentons en droit d'affirmer le

processus général de la transformation des êtres, et nous concevons nettement l'extrême complexité de ses multiples enchaînements. Quelle sera dès lors l'œuvre de demain ? L'expérience apportera demain, pour ceux qui douteraient encore, la certitude aveuglante ; en tenant compte de toutes les possibilités, sans repousser, *a priori*, aucune hypothèse, on y trouvera surtout la solution des problèmes particuliers. Grâce à l'analyse expérimentale, chaque jour plus pénétrante, nous parviendrons chaque jour un peu mieux à saisir dans le même ensemble les rapports des êtres avec l'environnement dont ils font partie intégrante. Et, par suite, l'homme comprendra tous les jours davantage ses rapports avec l'ensemble dont il fait partie — seule connaissance à laquelle il puisse jamais prétendre.

Nous ne pouvons sans doute espérer écrire jamais en détail l'histoire de l'évolution dans le passé, mais nous atteindrons peut-être une approximation satisfaisante, lorsque nous l'aurons comprise dans le présent.

Et, de plus en plus, l'évolution des êtres apparaîtra comme un cas particulier de l'évolution générale de la matière. Organique ou inorganique, vivante ou morte, subissant l'action des autres substances et agissant sur elles, toute substance se transforme : déjà, sous des actions externes, et sans qu'on ait songé à faire intervenir mutants ou déterminants, s'effectue la transmutation de corps inertes, hier encore considérés comme simples. Ainsi se fondent les unes dans les autres les catégories arbitraires que nous établissons en tout ordre d'idées pour analyser nos observations et nos conceptions. Sans

doute, d'autres les remplaceront, permettant des généralisations plus compréhensives, au travers desquelles nous apercevrons toujours l'universelle continuité.



TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE V

Les modifications chimiques du milieu ; l'anhydrobiose.

CHAPITRE VI

Quelques effets de l'anhydrobiose : plantes à piquants et migrations

CHAPITRE VII

Les modifications de température et de lumière. Le climat

CHAPITRE VIII

L'allotrophie ; le milieu biologique

CHAPITRE IX

CHAPITRE X

Variation et corrélation

CHAPITRE XI

Le transformisme devant l'expérience

